

COURS
ORIA
TERMINALE D

Biologie

HATIER



COURS ORIA
TERMINALE D

rédigé par

S. GALLETTI

agrégée de l'Université,
professeur au Lycée Victor Hugo.

G. GOHAU

agrégé de l'Université,
professeur au Lycée Janson de Sailly.

A. GRIBENSKI

agrégé de l'Université,
ancien professeur au Lycée Henri IV,
professeur à la Faculté des Sciences de Rouen.

M. ORIA

agrégé de l'Université,
professeur honoraire
au Lycée Hoche, Versailles.

J. RAFFIN

agrégé de l'Université,
docteur en médecine,
professeur honoraire au Lycée Voltaire.

Biologie

avec le concours de

S. BOZZONE

professeur agrégé au Lycée Jean-Baptiste Say,
chargé de Travaux pratiques
à l'Ecole Normale Supérieure
de Fontenay-aux-Roses.

R. GORENFLOT

agrégé de l'Université,
ancien professeur au Lycée Charlemagne,
professeur à la Faculté des Sciences d'Orsay.



Avertissement

Vous allez retrouver dans ce livre le même esprit que dans celui de Première. Aussi reconnaîtrez-vous, dès les premières pages, une présentation¹ qui vous est devenue assez familière pour qu'il soit inutile de vous donner de longs conseils. Comme en 1^{re} D, nous nous sommes imposés de ne traiter que les questions demandées par le programme.

Vous remarquerez, cependant, que l'*expérimentation* tient dans ce manuel une plus grande place. En Géologie, comme en Écologie, vous avez fait surtout des observations. La Physiologie et la Biologie générale, au contraire, sont essentiellement des sciences expérimentales. C'est pourquoi nous jugeons nécessaire de vous indiquer brièvement la façon dont se conduit une expérience.

On peut observer la nature sans idée préconçue. En revanche, on expérimente pour répondre à une question qu'on se pose, et qui peut être née de l'observation (mais peut également avoir une autre source). L'expérimentation exige : la vision claire du problème à résoudre, l'imagination nécessaire pour concevoir des manipulations, leur réalisation, l'observation et l'analyse des résultats obtenus, un raisonnement correct qui permet de conclure en confrontant les résultats avec des connaissances acquises antérieurement.

Parmi les expériences que vous pourrez réaliser, certaines sont entièrement décrites, les résultats en sont donnés : vous manipulerez pour aboutir aux résultats annoncés, vous donnerez correctement les conclusions. Pour d'autres, seules seront indiquées les manipulations à faire : vous devrez énoncer les résultats, puis les conclusions. Une question peut vous être posée : à vous d'imaginer, puis, si possible, de réaliser l'expérience qui permettra de répondre. Ainsi votre initiative est sollicitée à des degrés divers.

Comme dans le livre de Première, vous rencontrerez des exercices qui peuvent être réalisés sans matériel. Nous ne saurions trop vous conseiller de tenter, chez vous, ces exercices, qui sont une manière de vérifier qu'on a appris et compris son cours. Par ailleurs, ils constituent une excellente préparation à l'épreuve de Sciences Naturelles du Baccalauréat qui peut « *prendre la forme de problèmes à résoudre* » et soumettre au candidat des « *documents, tableaux de mesures ou graphes correspondants, tracés d'enregistrements graphiques, dessins, photographies* » qu'on lui demandera d'analyser. Celui qui se sera astreint à faire les exercices de son manuel se sera très utilement préparé.

Nous souhaitons que vous sachiez apprécier l'intérêt scientifique et la portée philosophique des grandes questions abordées : relation de l'Homme et des animaux avec le milieu qui les entoure, unité et diversité de la vie cellulaire, reproduction des êtres vivants avec transmission des caractères des parents à leurs descendants (problèmes de l'hérédité), grandes étapes de l'évolution de la vie à travers l'histoire de la Terre, origine de l'Homme.

Les appels de figures inscrits dans une pastille rouge renvoient aux illustrations situées dans la même double page.

Ceux qui sont inscrits dans une pastille grise renvoient aux illustrations des autres pages.

1. Les travaux pratiques et exercices sont disposés sur deux colonnes. Ils sont dans un caractère différent de la partie documentaire.

1. Unité d'un organisme animal

Les Vertébrés ont un squelette, ensemble d'os dont l'une des pièces maîtresses est la colonne vertébrale.

Les Mammifères (animaux vivipares qui allaitent leurs petits) sont des Vertébrés. Nous étudierons un petit mammifère commun et d'élevage facile : la Souris blanche.

Il est intéressant d'en pratiquer l'élevage pour observer l'animal vivant. Les animaux que l'on nourrit soi-même se laissent approcher et prendre sans crainte, mangent dans la main, consentent à se comporter normalement devant nous.

On peut assister aux naissances, suivre l'allaitement des jeunes et, plus tard, la transmission des caractères héréditaires, question qui figure à votre programme.

Vous étudierez un animal tué rapidement et sans douleur dans un bocal où l'on a introduit un tampon d'ouate largement imbibé de chloroforme ou d'éther.

Nous vous guiderons pas à pas dans votre étude et nous vous aiderons à comprendre ce que vous observerez. Les figures 1 à 16 représentent les résultats obtenus par des dissections de quelques animaux, choisis volontairement divers ; elles vous seront utiles. Mais nous vous invitons d'abord à vous servir de vos souvenirs.

Les figures 14 17 18 pages 13 et 14, représentent schématiquement les appareils reproducteurs de l'Homme et de la Femme.

MORPHOLOGIE EXTERNE DE L'ANIMAL

Examinez peau et poils.

Les poils sont uniformément blancs dans la variété albinos (remarquer les yeux rouges).

1 TÊTE

Quels organes des sens porte-t-elle ? Observez les yeux (paupières, iris, pupille...), les narines, l'implantation et la longueur des « moustaches ».

- Comparez la lèvre supérieure à la vôtre. Quelle est l'origine de l'expression « bec de lièvre » ? (Le Lièvre, comme tous les Rongeurs, a même lèvre supérieure que la Souris.)
- Dessinez et annotez.

2 TRONC

● Placez l'animal face dorsale sur le fond de la cuvette à dissection, les membres écartés et fixés sur le liège par des épingles.

- Observez la face ventrale. Voyez les mamelles. Nombre, situation ?

A l'extrémité postérieure, vers la naissance de la queue, s'ouvre l'*anus*, précédé des orifices génito-urinaires. Chez la femelle l'*orifice génital* ou *vulve* est séparé de l'*orifice urinaire* situé en avant. Chez le mâle, un orifice unique s'ouvrant à l'extrémité du *pénis*, organe d'accouplement, sert à l'évacuation de l'urine et du sperme.

- Dessinez et annotez.

● Les membres ou pattes au nombre de deux paires (quadrupède) présentent les mêmes segments et articulations que chez l'Homme. Reconnaissez-les par palpation en les nom-

vertébré

mant. Comptez les doigts, terminés par des griffes. Observez la paume de la main et la plante des pieds.

3 QUEUE

Forme, longueur (absolue et par rapport au corps), revêtement, squelette (palper pour s'en rendre compte et faire jouer les articulations des petites vertèbres).

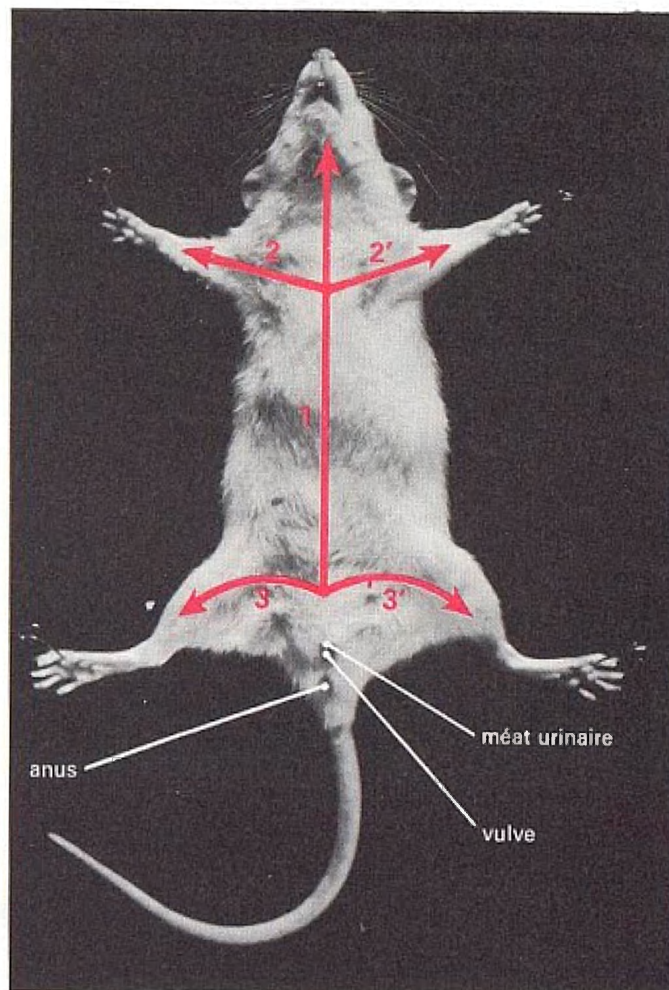
PREMIERS TEMPS DE LA DISSECTION

Il faut ouvrir l'animal pour voir les organes internes ou *viscères*¹. L'étude de l'organisation interne est l'*anatomie* (du grec *ana*, à travers et *tomé*², section). Elle se pratique sur le cadavre par la *dissection* (du latin *dis*, et *secare*, couper ; anatomie et dissection sont étymologiquement synonymes).

La dissection peut se faire *à sec*. Ainsi procède le boucher qui dépèce un animal dont il connaît d'avance l'anatomie, enlevant rapidement les viscères, séparant les « quartiers » de chair. Nous qui allons à la découverte, nous avons avantage à laisser les viscères en place mais aussi à les mouvoir facilement, pour observer leurs rapports, leur forme. Il est commode d'opérer dans une cuvette remplie d'eau limpide. La poussée d'Archimède, faisant flotter les viscères, facilite leur manipulation. L'eau nettoie leur surface, les débarrasse du sang. (Il

1. Viscère : du latin *viscum*, glu, à cause de la surface visqueuse de ces organes : cerveau, cœur, poumons, foie, intestins...

2. Tomé : se retrouve dans *tomes* I, II, III... d'un ouvrage; *atome*, autrefois considéré comme insécable; *microtome* (page 144), *mérotomie* (page 185), etc.



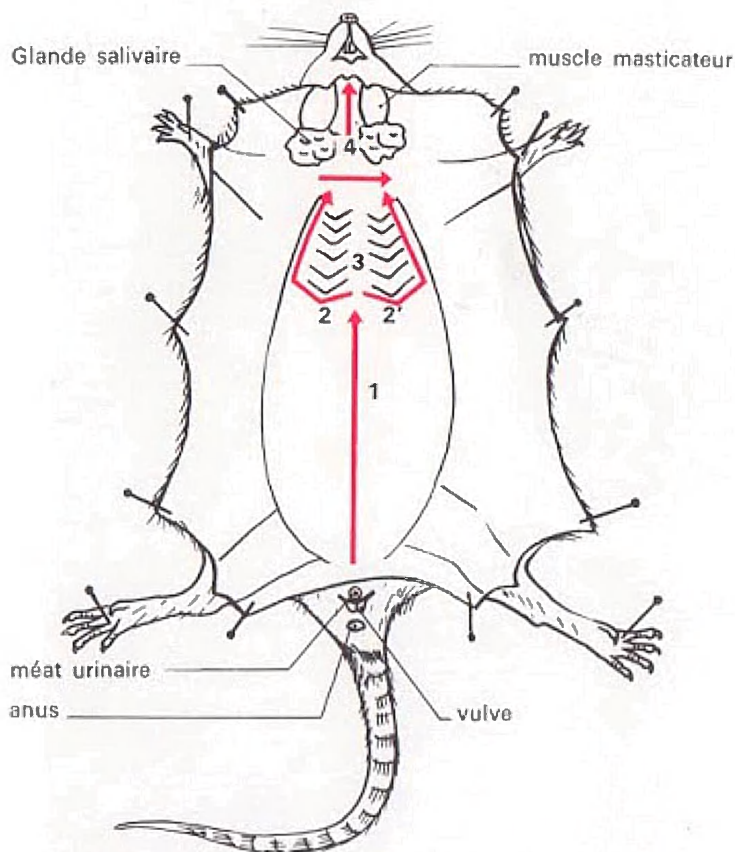
1^{er} temps de la dissection :
Étalement face ventrale en l'air. Incision cutanée.

1

faut renouveler l'eau dès qu'elle est trouble ou sale et ne jamais travailler dans un marécage.)

L'animal qui vient d'être tué est encore chaud (il va se refroidir rapidement : songez au rapport entre chaleur animale et vie, respiration...). Sa peau se séparera facilement des chairs sous-jacentes alors que les adhérences s'accroîtront avec le refroidissement. Pratiquez donc rapidement les premiers temps de la dissection.

Vous avez couché l'animal sur le dos, les 4 membres étendus, fixés au liège de la cuvette par des épingles enfoncées obliquement. Sur les lignes d'incision indiquées par la figure 1 mouillez les poils pour qu'ils ne souillent pas la plaie.



2 Incision de la paroi musculaire et osseuse.

- Sur la ligne médiane, soulevez avec les pinces un repli de peau pour l'inciser. Allongez la boutonnière avec les ciseaux fins en maintenant toujours la peau soulevée. Vous pouvez utiliser la *sonde cannelée* introduite par l'ouverture, rainure en dessus, pour décoller la peau et guider les ciseaux ; rabattez latéralement les volets cutanés et fixez-les au liège par des épingles.

- Vous avez un *écorché* à la musculature rosée. Comparez les muscles peauciers et squelettiques les plus saillants (pectoraux, biceps, deltoïdes par exemple) à vos muscles, à ceux de l'écorché humain. Remarquez sous la tête les puissants muscles masticateurs et les deux énormes glandes salivaires sous-maxillaires (ce rongeur qui consomme des aliments secs doit sécréter beaucoup de

salive). La cage thoracique est relativement étroite (palpez les côtes, le sternum, les clavicules). La paroi abdominale molle laisse transparaître, grâce à leur teinte plus foncée, le foie et la rate.

Que voyez-vous sur la face interne de la peau ?

- Pincez superficiellement et soulevez la paroi abdominale pour y faire une petite brèche aux ciseaux fins sans toucher les viscères sous-jacents. Prolongez-la de part et d'autre en suivant les lignes indiquées par la figure **2**. On peut s'aider de la sonde cannelée. Rabattez et fixez latéralement les volets de cette paroi musculaire abdominale, mettant à nu les viscères de cette région (foie, rate, estomac, intestin, vessie...) **3**.

- Reconnaissez la cloison musculaire qui sépare la cavité abdominale de la cavité thoracique.

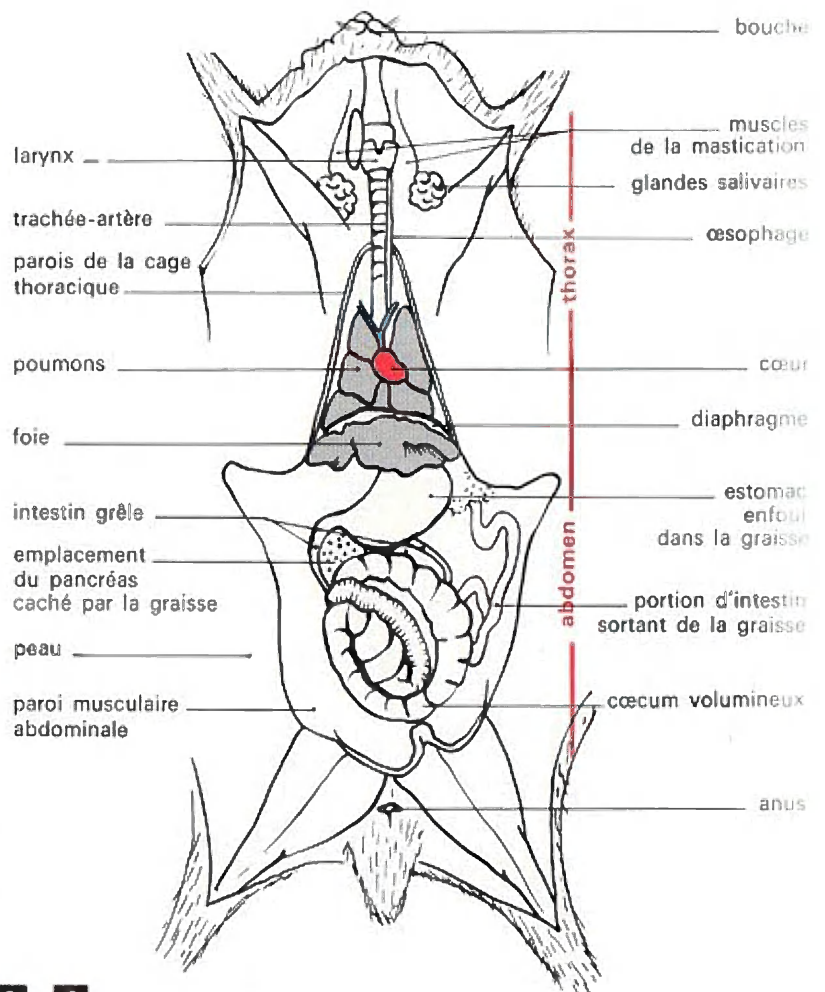
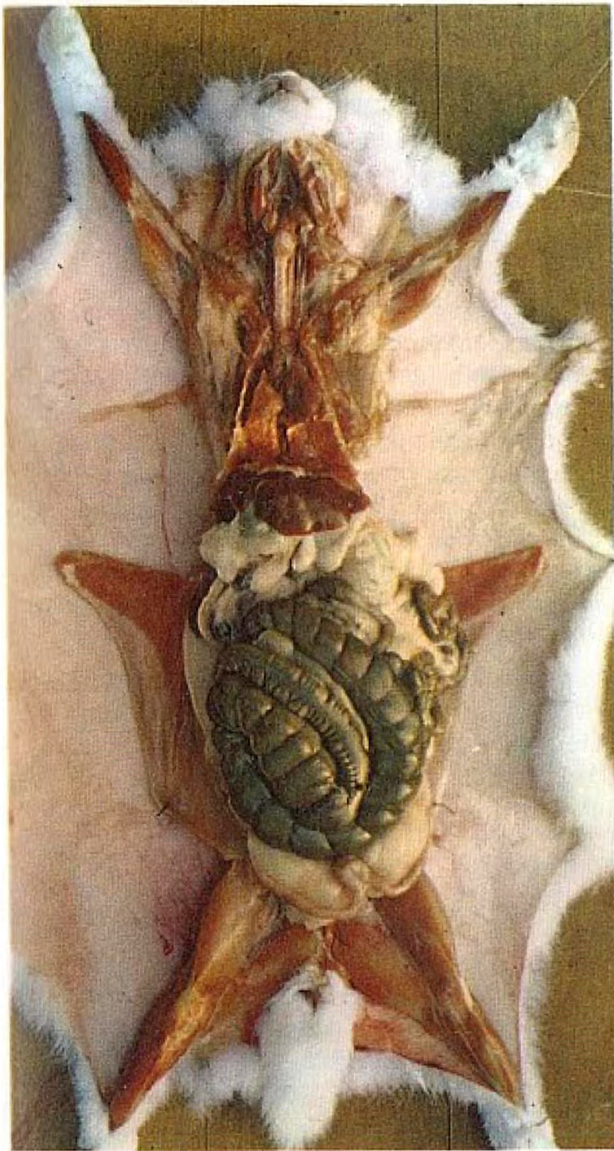
Comment se nomme-t-elle ? (Cette cloison n'existe que chez les Mammifères.)

1 ORGANES THORACIQUES **3** et **4**

Pour continuer l'exploration, coupez latéralement les côtes et les clavicules (certains Mammifères comme le Chat, le Lapin n'ont pas de clavicules) ainsi que le diaphragme sur tout son pourtour. Rabattez de côté le volet costo-sternal ou plastron thoracique en le séparant délicatement des viscères sous-jacents. Vous mettez à nu les *organes thoraciques* : cœur et poumons.

● Poumons

Ils paraissent ratatinés car l'ouverture du thorax provoque leur affaissement par *pneumothorax* (voir cours de 3^e). Vous pouvez les regonfler à l'aide d'une fine canule introduite dans la trachée par la glotte. Observez ; comparez poumon gauche et poumon droit.



3 4

Dissection du Lapin.

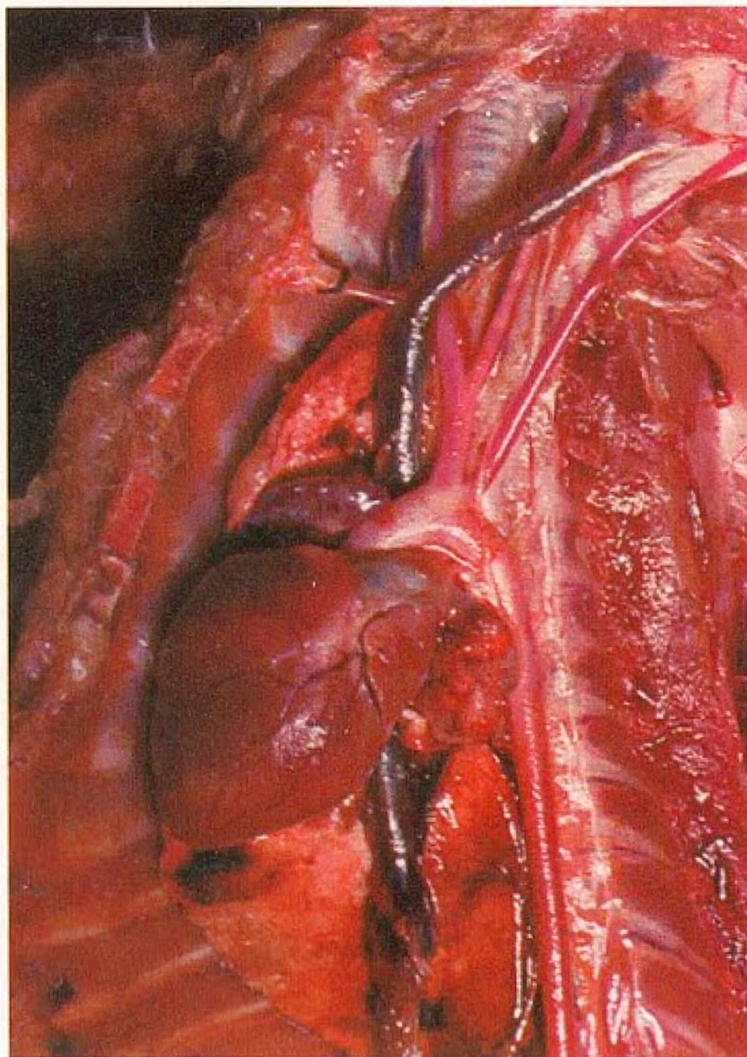
● Cœur

Il occupe la région médiane du *thorax*, la pointe tournée vers la gauche. Il est enveloppé dans un sac translucide (*péricarde*) que vous incisez. Distinguez à sa base (partie supérieure) les *oreillettes* rouge foncé (pourquoi ?) avec rebord en forme d'oreille et les *ventricules* (partie inférieure, vers la pointe) rose pâle (pourquoi ?). De la base du cœur partent deux vaisseaux : *artère aorte* et *artère pulmonaire* (les veines, plus en arrière, sont cachées). Chez l'animal *jeune*, cette région est cachée par le *thymus*, sorte de glande blanchâtre, bilobée, utile à la croissance, qui disparaît chez l'adulte (le thymus forme le « ris de veau » ou d'agneau, qui n'existe plus chez le bœuf ou le mouton).

2 VISCÈRES DU COU ET DE LA TÊTE

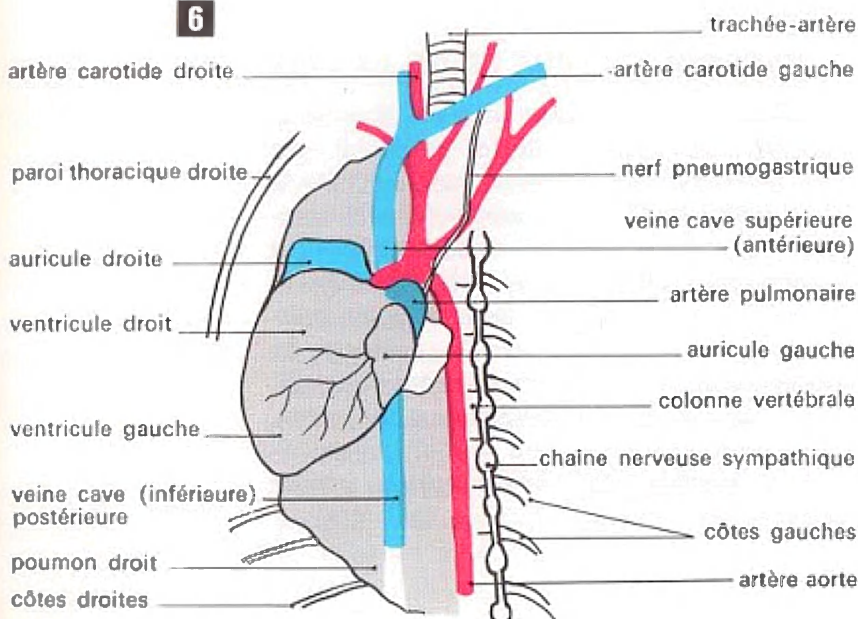
- Disséquez maintenant le cou. Suivez la trachée-artère, petit tuyau renforcé par des anneaux cartilagineux (palpez). En la soulevant avec la sonde cannelée, en l'épluchant avec les pinces, vous la dégager progressivement vers le bas où elle se divise en deux bronches (une pour chaque poumon), puis vers le haut jusqu'au cartilage du *larynx* (le larynx contient les cordes vocales).

Remarquez, un peu en dessous du larynx, deux petits lobes roses ou rouges qui enserreraient la trachée. Ils constituent la *glande thyroïde*.



5 Cœur de Chat - côté gauche. Le poumon gauche a été enlevé; les vaisseaux ont été injectés à chaud avant la dissection, avec une solution colorée de gélose à 0,5 %, solidifiée après refroidissement.

6



3 VISCÈRES ABDOMINAUX 3 et 4 page 7.

La cavité abdominale renferme un assez grand nombre d'organes qui s'enchevêtrent et se recouvrent plus ou moins les uns les autres. L'immersion dans l'eau de la cuvette devient particulièrement utile pour pouvoir facilement les séparer, les étaler et les présenter au mieux pour le dessin ou la photographie.

- Sur un premier plan vous observez : le *foie*, grosse glande découpée en plusieurs lobes d'un brun foncé, recouvrant l'*estomac* sur la région médiane ; à gauche, la *rate*, languette allongée, rouge lie-de-vin.

L'estomac se continue par les anses intestinales vulgairement appelées « boyaux », qui occupent un grand volume. En bas et au milieu, la *vessie*, globuleuse, est plus ou moins remplie d'urine.

- En soulevant et en écartant la masse intestinale, vous apercevez en arrière, de chaque côté de la colonne vertébrale, les deux *reins* (ou « rognons ») d'où partent les *uretères* vers la *vessie*, et les *glandes génitales*.

4 DESSIN D'ENSEMBLE

Face inférieure de la tête, viscères du cou et du thorax dégagés, viscères abdominaux *in situ* (c'est-à-dire en place).

5 DÉFINITIONS

Muscles, glandes salivaires, thyroïde, cœur, poumons, foie, rate, estomac, intestins, reins, vessie... sont des **organes** isolables.

Les organes qui concourent à une même fonction forment un **appareil** ou **système**.

ÉTUDE DE QUELQUES APPAREILS

Pour concentrer vos efforts, vous limiterez cette manipulation à quelques appareils. Squelette et système musculaire ne seront pas étudiés en détail. Le système nerveux sera observé plus tard.

Pour l'appareil circulatoire, vous vous bornerez à l'observation du cœur et des gros vaisseaux. Vous étudierez plus complètement les appareils : digestif ; respiratoire ; urinaire et génital (mâle et femelle), souvent groupés sous le nom d'appareil génito-urinaire.

1 APPAREIL CIRCULATOIRE 5 et 6

- Dégagez le cœur des poumons, éventuellement du thymus, et de son sac péricardique ; libérez-le progressivement en coupant les vaisseaux le plus loin possible. Lavez-le (laissez saigner et renouvelez l'eau) et observez-le à la loupe sur une soucoupe remplie d'eau. Remarquez sur les ventricules un vaisseau ramifié oblique, l'artère coronaire, nourricière du cœur (c'est l'oblitération de ce vaisseau qui produit l'infarctus du myocarde). Dessinez le cœur en indiquant son orientation (reportez-vous au dessin d'ensemble).

- Faites une section transversale des ventricules. Dessinez.

2 APPAREIL RESPIRATOIRE

Vous avez déjà dessiné les poumons *in situ* : sur le vivant ils remplissent complètement leur loge grâce à la *plèvre*, membrane à deux feuillets (ou *séreuse*) dont l'un adhère à la paroi thoracique et au diaphragme, l'autre à la surface du poumon. Ces deux feuillets sont accolés et glissent l'un sur l'autre grâce à un peu de liquide (*sérosité pleurale* qui occupe l'espace intermédiaire ou *vide pleural*). Les poumons sont comme aspirés par la cage thoracique dont ils suivent tous les mouvements d'expansion et de rétraction.

- Enlevez les poumons et la trachée-artère, que vous dégagéz en remontant jusqu'au larynx. Comparez cet ensemble à son équivalent en triperie (sur des organes de mouton par exemple). Examinez-le à la loupe, dans une soucoupe pleine d'eau.

Consistance de ces poumons ? Pourquoi flottent-ils ?

3 APPAREIL DIGESTIF 7 et 8

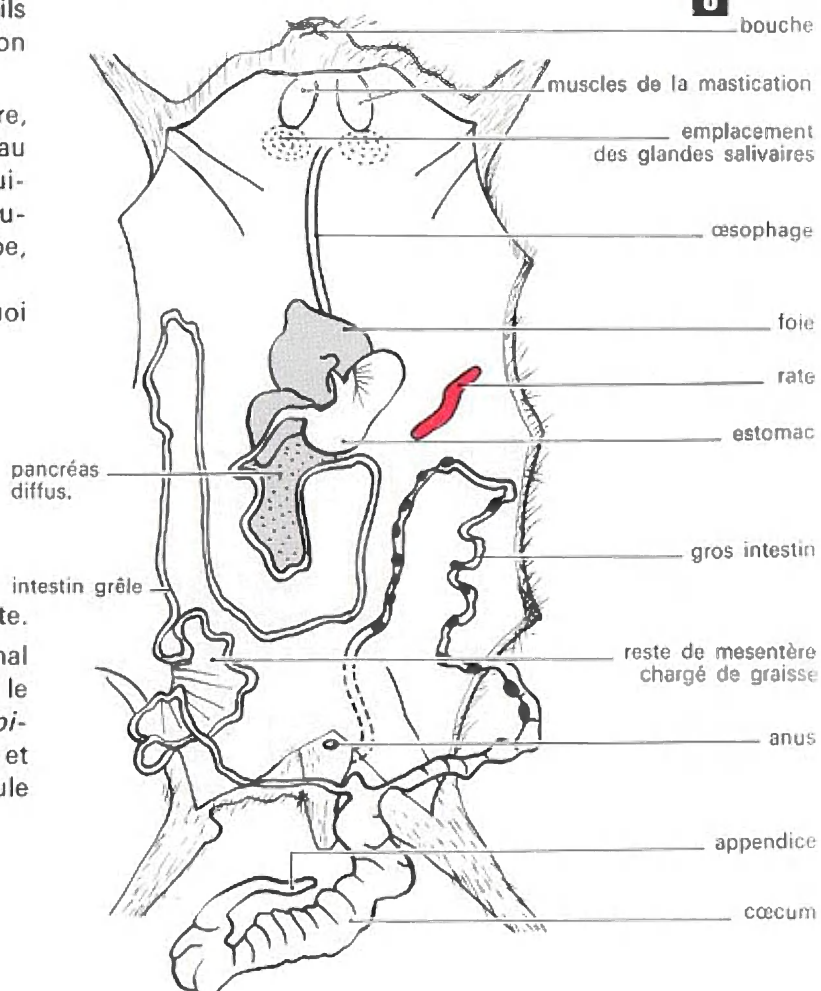
● Tube digestif

Observez la cavité buccale largement ouverte.

- Palpez le palais, tirez la langue de l'animal en avant avec une pince pour dégager le *pharynx* et voir en arrière la *glotte* et l'*épiglotte*. Inspectez la *denture* : nature, forme et nombre des dents. Établissez la formule dentaire par demi-mâchoire.



Dissection du Lapin (suite).



- Dégagez l'œsophage, de l'arrière-bouche (pharynx) jusqu'à l'estomac. Où traverse-t-il le diaphragme ?

- Observez l'estomac : forme, couleur, aspect, consistance. Est-il vide ou plein d'aliments récemment ingérés ? Observez l'arrivée de l'œsophage et le point de départ de l'intestin. Comparez avec l'Homme (cours de troisième).

- L'intestin, du pylore à l'anus, est un long tube contourné. Distinguez les tronçons successifs : intestin grêle, cæcum, gros intestin **7** page 9.

Les anses nombreuses de l'intestin grêle sont maintenues en place par le *mésentère*, membrane transparente où cheminent les vaisseaux sanguins et lymphatiques en relation avec l'intestin **9**.

La première anse, fixe, est le *duodénum*. La ménager pour l'observer à la loupe et repérer l'arrivée des canaux biliaire et pancréatique.

Les portions suivantes forment des anses plus lâches que vous allez dérouler en coupant ou déchirant délicatement les replis de mésentère qui les retiennent. Étalez l'ensemble du tube hors de l'animal, en le fixant sur le liège de la cuvette par des épingles.

Mesurez sa longueur totale. Comparez-la à la longueur du corps (queue non comprise).

Le *cæcum* est extraordinairement développé chez les Rongeurs. Comparez-le à celui de l'Homme (cours de troisième). L'intestin grêle s'y termine, le gros intestin y commence.

- Comparez le calibre du gros intestin ou *côlon* à celui de l'intestin grêle. Mérite-t-il le nom de « gros intestin » comme celui de l'Homme ? A quoi sont dues les boursouflures qu'il présente ? Comment se présentent les excréments ?

- Fixez le cæcum sur le liège, à droite, en le disposant comme chez l'Homme pour faciliter la comparaison. Cela entraîne-t-il une torsion anormale de l'intestin ?

- Observez la portion terminale ou *rectum* placée dans l'axe du corps. Vérifiez son aboutissement à l'extérieur en introduisant l'extrémité de la sonde cannelée par l'anus.

● Glandes annexes

En plus des nombreuses petites glandes situées dans la paroi même de l'estomac et de l'intestin grêle, le tube digestif reçoit les sucs sécrétés par de grosses glandes annexes que vous avez déjà observées : glandes salivaires, foie, pancréas.

- Le *foie*, lobé, présente une *vésicule biliaire* (le rat en est dépourvu). Observez-la en soulevant l'organe. Repérez le *canal cholédoque* et son aboutissement avec le duodénum, non loin du pylore.

- Le *pancréas* est difficile à voir en entier, car il est rose pâle, mince, très ramifié en nombreux petits lobes dans le mésentère qu'il faut tendre et explorer minutieusement sous l'estomac, dans l'intérieur de l'anse duodénale. On dit qu'il est « diffus ». Chez les Mammifères autres que les Rongeurs, au contraire, c'est un organe massif, plus compact et de dissection plus facile.

Il est difficile, sinon impossible, de suivre le trajet du canal pancréatique qui débouche dans le duodénum en aval du cholédoque.

4 APPAREIL EXCRÉTEUR OU URINAIRE

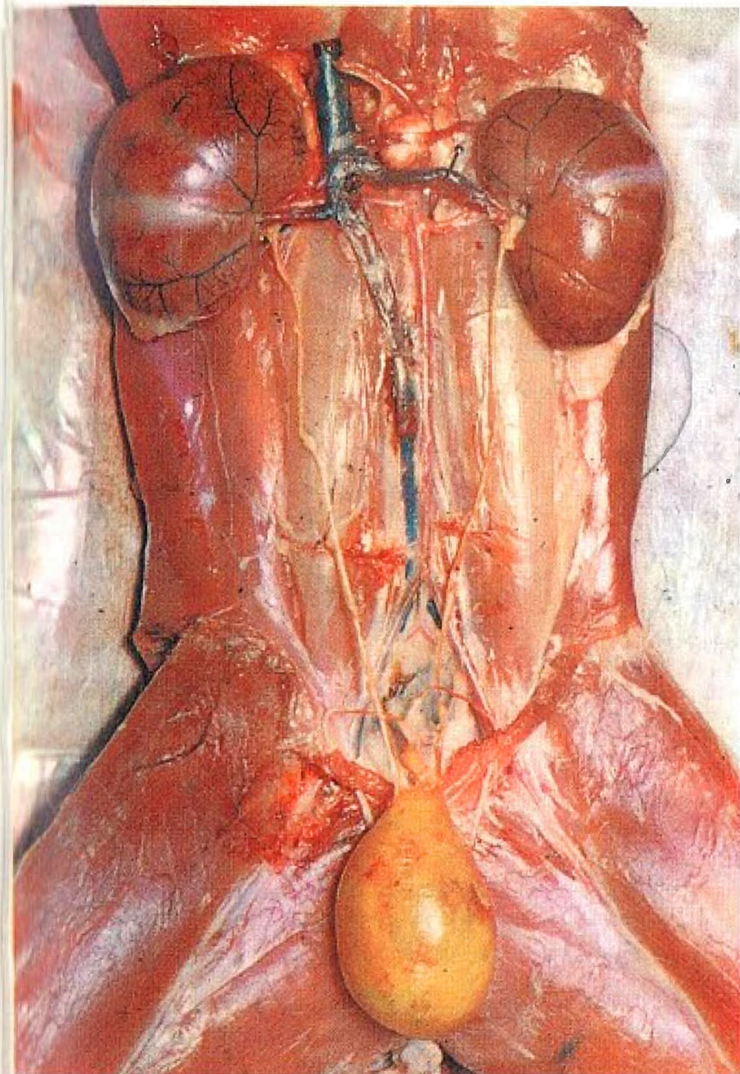
- Enlevez l'appareil digestif dont vous ne conservez en place que le rectum, sectionné entre deux ligatures. La cavité abdominale, dégagée, laisse voir les reins, la vessie, **10** et **11** les organes génitaux.

Vous allez dessiner cet ensemble d'organes que vous aurez bien dégagés et individualisés.

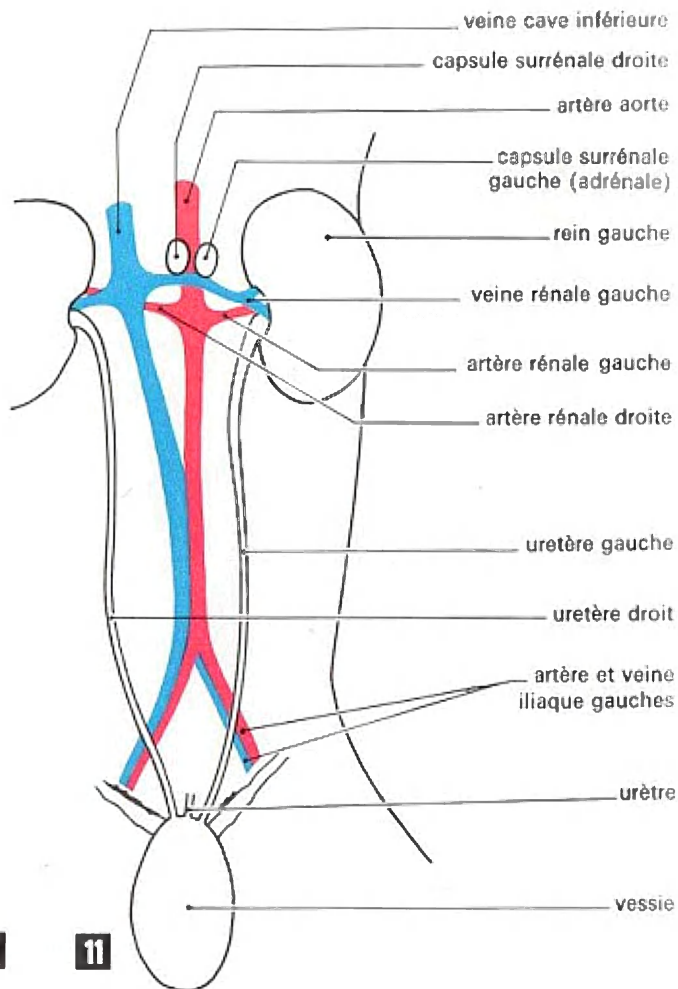
- Observez forme, couleur, dimensions des reins. Sont-ils à la même hauteur ? Quel est le plus bas ? Comparez avec l'Homme (cours de troisième).

Observez les vaisseaux qui aboutissent au milieu de la partie concave ou *hile*¹.

1. Hile, du latin *hilum*, ombilic. Sur un organe, point d'attache et de pénétration des vaisseaux (hile du foie, des poumons, d'une graine...).



10

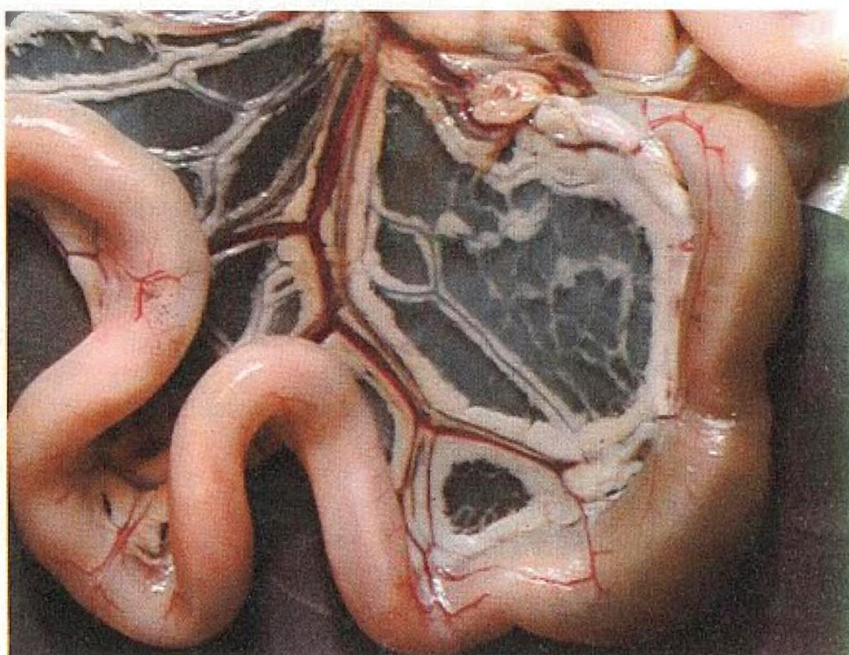


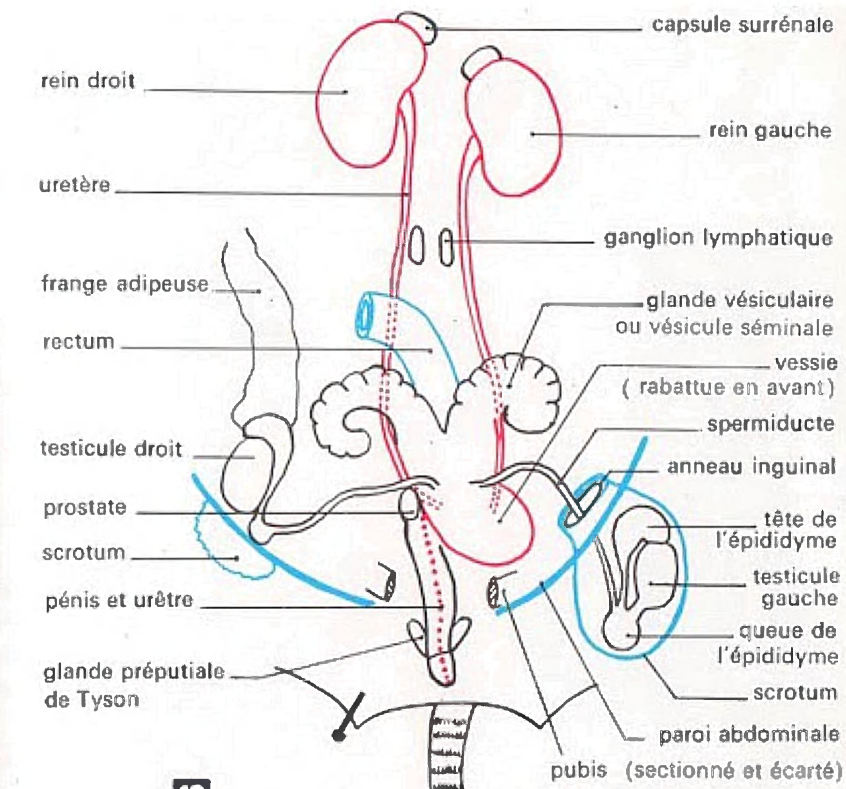
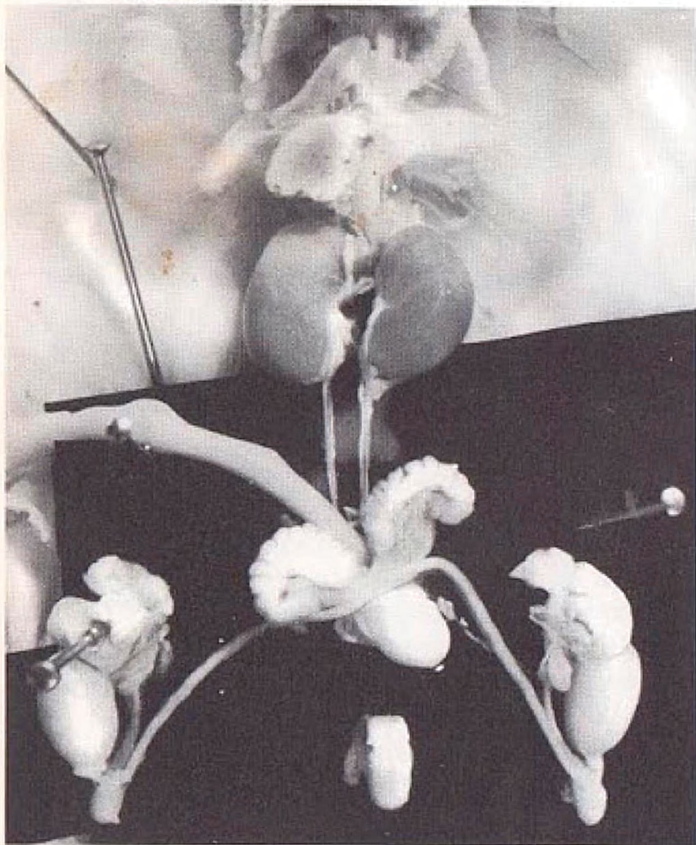
11

Appareil urinaire du Chat, disséqué après injection à chaud de gélose colorée en jaune par l'acide picrique. La vessie a été rabattue en avant pour découvrir l'abouchement des uretères.

9

Mésantère. Cette membrane péritonéale lisse et translucide enveloppe et soutient les anses intestinales dont elle permet le glissement à frottement doux. Observez les vaisseaux sanguins, et les canaux lymphatiques (chylifères) cheminant dans son épaisseur.





13

Organes uro-génitaux de Souris mâle. (Pour montrer les deux positions possibles des testicules on a figuré le droit en situation haute intra-abdominale, et le gauche descendu par l'anneau inguinal dans le scrotum. Sur la photo, le papier noir, glissé sous les organes pour contraster cache une partie de la préparation.)

Partant de chaque hile, suivez les 2 tubes (uretères) qui descendent parallèlement à la colonne vertébrale jusqu'à la vessie. Dégagez-les délicatement du tissu fibreux qui les engaine, passez la sonde cannelée par dessous pour les décoller de la paroi et les individualiser.

- Dans le bassin, tâtez doucement la vessie, plus ou moins pleine, pour vous rendre compte de la consistance de sa paroi (sac mince, musculaire et élastique, imperméable sur le vivant). Cherchez son canal évacuateur médian (l'urètre), et suivez-le jusqu'à l'orifice extérieur (orifice ou méat urinaire) que vous aviez repéré au début de l'exercice (morphologie externe) et qu'avait respecté la première incision cutanée.

L'urètre passe sous l'arcade osseuse antérieure du bassin (pubis). Il faut ouvrir largement cette arcade au scalpel pour dégager l'urètre, court chez la femelle, long, cheminant dans l'axe du pénis, chez le mâle.

- Chaque rein est coiffé d'un corpuscule jaunâtre. Il s'agit de deux glandes importantes. Leur position leur a valu le nom de

glandes surrénales. (Chez le Lapin elles sont situées à côté des reins : *glandes adrénales*.) Enlevez l'une d'elles. Coupez-la en deux, observez la tranche. Une écorce (cortico-surrénale), une moelle centrale (médullo-surrénale) représentent deux glandes différentes emboîtées l'une dans l'autre.

5 APPAREIL REPRODUCTEUR OU GÉNITAL

Toute espèce de Vertébré présente des individus mâles et des individus femelles qui donnent des cellules sexuelles ou *gamètes* : mâles (spermatozoïdes), femelles (ovules). Les spermatozoïdes peuvent se fusionner avec les ovules (fécondation), formant des œufs qui reproduisent de nouveaux individus.

Les gamètes sont produits par des *glandes sexuelles* ou *gonades*¹, faisant partie d'un appareil reproducteur dit encore *appareil génital*².

1. Gonade : du grec *gonos*, semence, reproduction. -

2. Génital : du latin *genitalis*, relatif à la reproduction sexuée animale (géniteur : qui engendre). -

Les organes reproducteurs sont plus ou moins complètement développés selon que l'animal est un adulte, donc apte à la reproduction, ou un jeune *impubère*¹.

L'absence ou la présence de thymus vous avait déjà renseigné sur ce point.

- Recherchez et dégagez les glandes reproductrices, et les voies génitales.
- Pour avoir connaissance des deux types d'appareil reproducteur, vous échangerez ensuite votre préparation avec celle d'un camarade ayant disséqué un animal de l'autre sexe. Les figures 14 17 18 , qui représentent les appareils génitaux de l'Homme et de la Femme, vous aideront.

● Appareil génital mâle 12 et 13

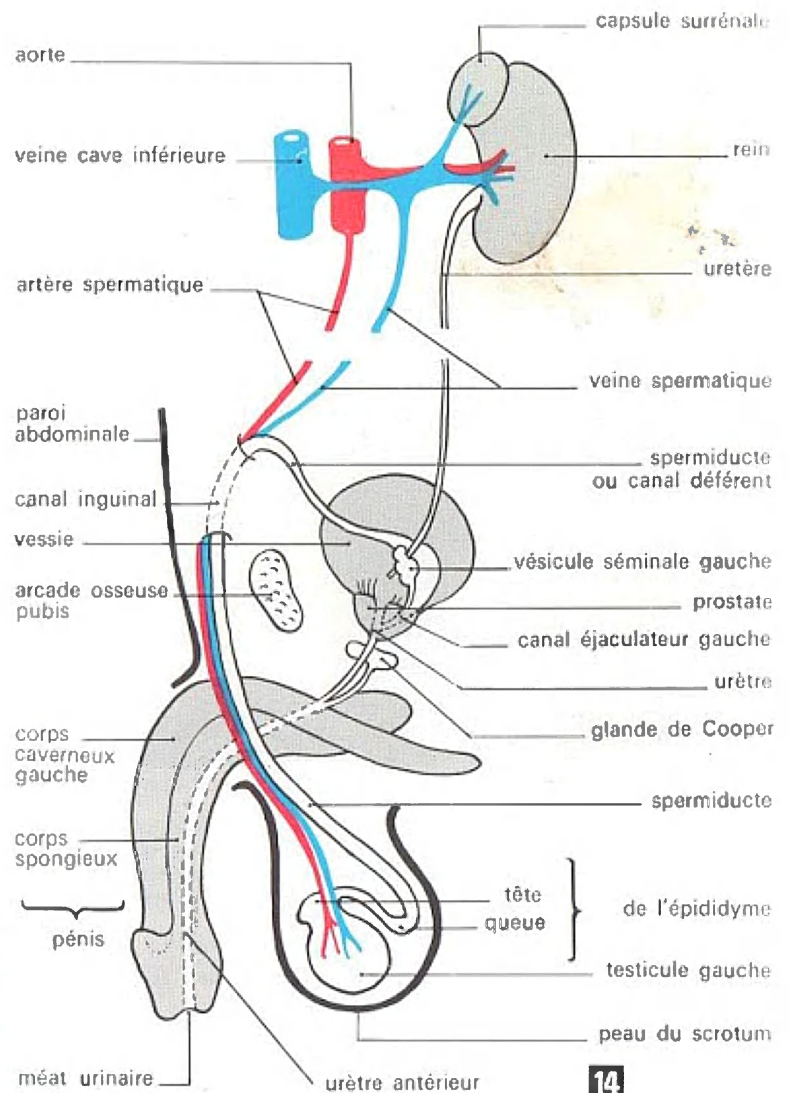
- Repérez les *deux testicules* (glandes génitales) dans le bas de l'abdomen, ou descendus dans une poche, repli de la paroi abdominale, saillante au-dessous du pubis : *scrotum* ou bourses (alors que chez l'Homme les testicules sont situés dans les bourses, chez la Souris, le Lapin, les Rongeurs en général, ces glandes sont normalement dans l'abdomen et ne descendent dans le scrotum que pendant leur période d'activité, pour regagner ensuite leur position haute, intra-abdominale).

Couleur, forme, consistance ? Remarquez la frange adipeuse du *ligament suspenseur*. Après dessin, extirpez un testicule, coupez-le transversalement, prélevez une mince couche interne, écrasez-la dans un peu d'eau, examinez-la au microscope entre lame et lamelle pour voir les spermatozoïdes.

- Les voies génitales sont les *deux spermiductes*² ou canaux déférents qui commencent chacun par une partie pelotonnée coiffant le testicule, l'*épididyme*³. Les deux spermiductes, droit et gauche, convergent en arrière de la vessie pour déboucher l'un près de l'autre dans l'urètre.

Suivez bien le trajet des spermiductes et de l'urètre et repérez, en les dégagant, les organes qui leur sont annexés. Ce sont des glandes qui y déversent leur sécrétion au passage des spermatozoïdes pour former le sperme.

Les vésicules séminales, en forme de crosse, aboutissent à l'endroit où les spermiductes se jettent dans l'urètre. (ce ne sont



14
Schéma de l'appareil uro-génital mâle humain. Remarquez l'implantation haute des vaisseaux spermatiques. Elle rappelle la position d'origine des testicules avant leur descente et leur sortie définitive hors de l'abdomen par le canal inguinal.

pas des réservoirs à spermatozoïdes, comme on l'avait cru).

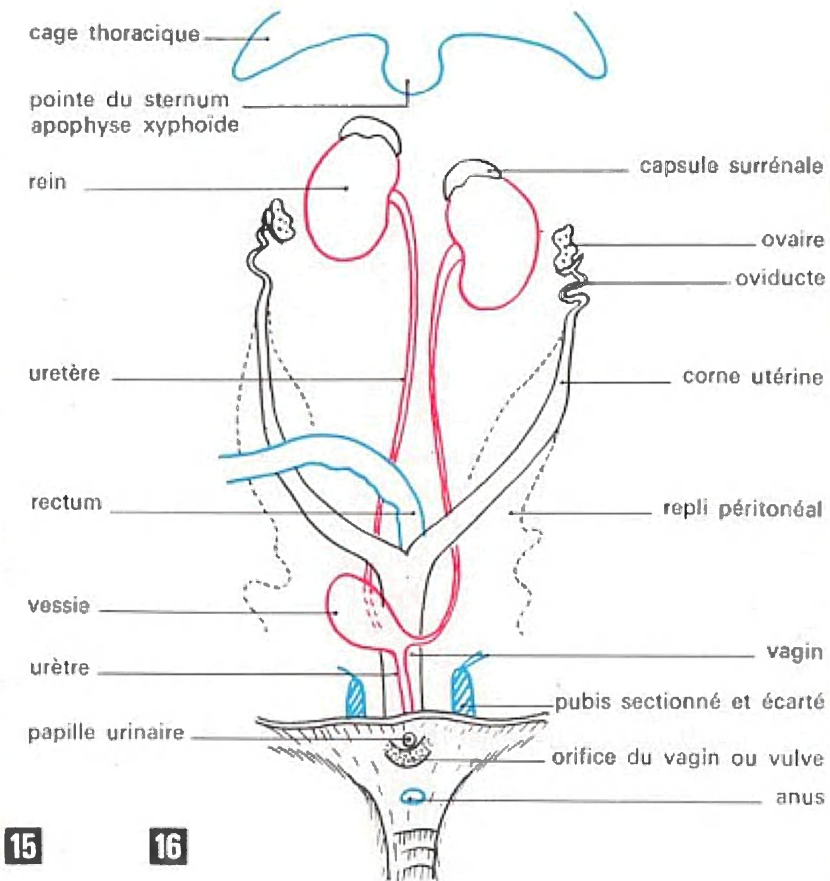
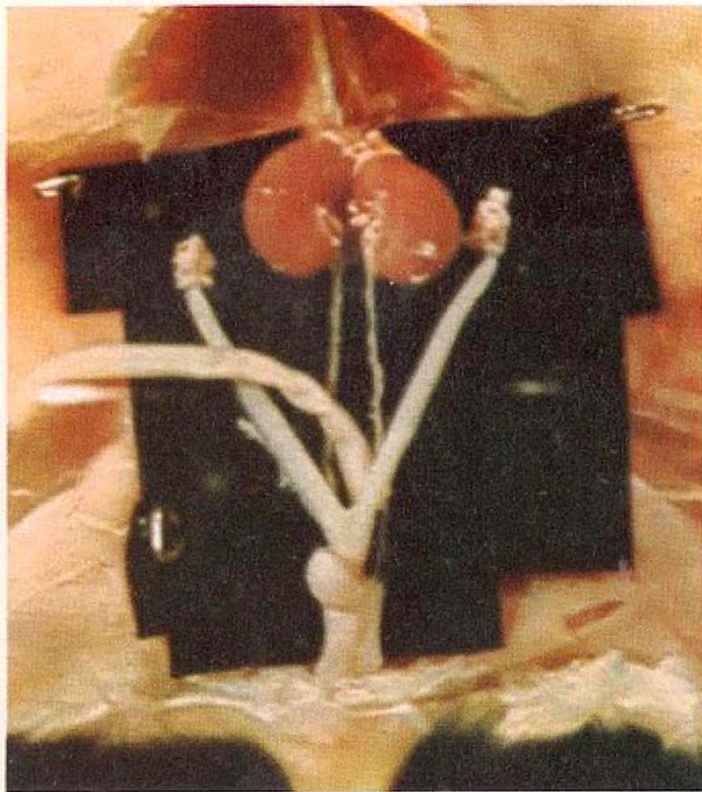
A la sortie de la vessie, la *prostate*⁴, bilobée, entoure l'urètre.

A l'extrémité du pénis sont deux glandes appelées *glandes de Tyson*⁵.

- Dessinez l'ensemble de l'appareil génito-urinaire mâle. Comparez-le à celui de l'Homme 14 .

1. Impubère : qui n'a pas atteint la puberté, époque à partir de laquelle l'organisme peut procréer.

2. Spermiducte : du latin *ductus*, conduit ; canal qui conduit le sperme. - 3. Épididyme : du grec *épi*, sur et *didumos*, testicule. - 4. Prostate : du grec *prostatés*, placé devant. L'hypertrophie de cette glande chez le vieillard peut empêcher la vessie de se vider normalement. - 5. Glandes de Tyson (glandes prépucales) : glandes sébacées débouchant dans le repli cutané (prépuce) qui recouvre l'extrémité du pénis.

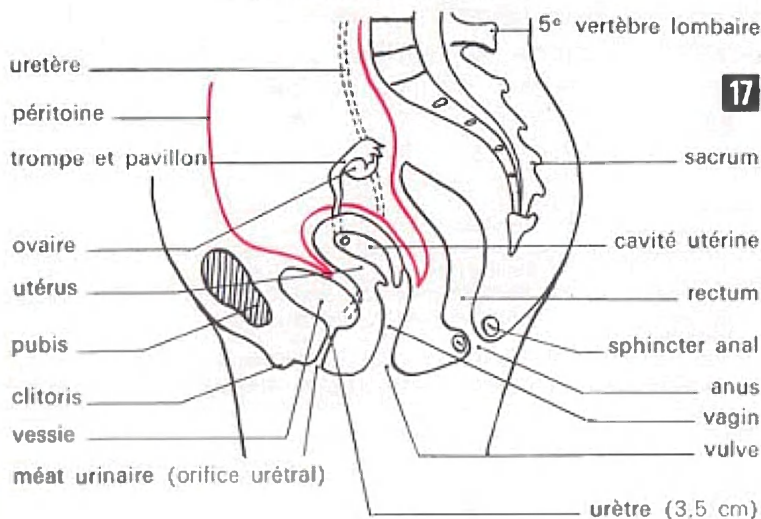


Appareil uro-génital de la femelle du Rat. Les ovaires ont été écartés des reins. Sous la symphyse pubienne sectionnée et écartée, 3 tubes superposés : urètre, vagin, rectum, dont les orifices externes ont été respectés dès la première incision cutanée.

● Appareil génital femelle 15 et 16

Les deux gonades ou *ovaires* sont deux petites masses rose pâle, granuleuses, que vous rechercherez près des reins, en employant la loupe, à cause de leur petitesse (1 à 3 mm).
- Les voies génitales sont complètement indépendantes des voies urinaires. Elles comprennent, de chaque côté, un *oviducte* sinueux ou trompe s'ouvrant par une partie élargie (pavillon) au voisinage de l'ovaire. Le pavillon recueille les *ovules* libérés par l'ovaire (ponte ovulaire).

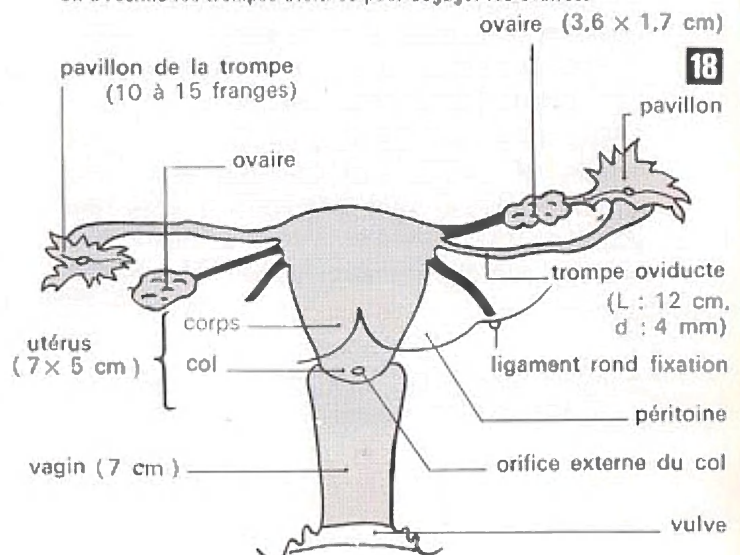
Coupe sagittale du bassin de la femelle. Observer la position de l'utérus fléchi en avant sur la vessie.



Les oviductes s'élargissent et convergent vers la ligne médiane, formant ainsi un *utérus* à deux branches. Celui-ci débouche dans le *vagin*, canal d'accouplement qui s'ouvre en arrière de l'orifice urinaire par l'orifice vaginal ou *vulve*. Les spermatozoïdes apportés par le mâle remontent les oviductes pour s'unir aux ovules et les féconder.

Note : Chez la Femme, 17 18 l'utérus est simple, impair, médian. En forme de cône aplati, à paroi épaisse et contractile, sa partie supérieure élargie reçoit les trompes ; sa partie inférieure rétrécie (col) s'ouvre dans le vagin ; celui-ci se termine à l'extérieur par l'orifice de la vulve, au-dessous du méat urinaire.

Schéma de l'appareil génital de la femelle. (Vue antérieure. On a récliné les trompes utérines pour dégager les ovaires.



1 ANATOMIE - PHYSIOLOGIE

● Le corps d'un animal est formé de pièces distinctes à l'œil nu, appelées **organes**. *L'anatomie est l'étude descriptive des organes en place, de leur forme, de leurs dimensions, de leurs relations topographiques.* Elle a essentiellement recours à la dissection pratiquée sur le cadavre. Vous avez, en disséquant un petit Mammifère, fait de l'anatomie.

Cependant, aux enseignements donnés par le « démontage » du cadavre, s'ajoutent ceux qu'apportent, sur le vivant, la chirurgie et la radiographie.

Les appareils permettant l'exploration visuelle des cavités internes (*endoscopes*) sont de véritables périscopes éclairants, composés d'un tube, souple ou rigide, qu'on enfonce jusqu'à l'organe profond (bronche, estomac, vessie...) par son canal (trachée, œsophage, urètre) et auquel s'adaptent une source éclairante et un système optique.

Dans le tube peuvent être introduits des sondes, appareils de prélèvement, de cautérisation, d'électrocoagulation, ou minuscules appareils de mesure.

Selon l'organe exploré (auquel il est spécialement adapté), on appelle l'appareil : gastroscopie, bronchoscope, cystoscope (du grec *kustis*, vessie). En mettant l'objectif d'un appareil photographique ou d'une caméra à la place de l'œil, on peut photographier, filmer ou téléviser l'intérieur de l'organe vivant¹.

● **La physiologie** est l'étude du fonctionnement des organes. Elle se pratique sur l'être vivant ou à partir de substances produites par l'animal vivant (étude *in vitro* d'un suc digestif, par exemple).

L'exploration visuelle des cavités, décrite plus haut (endoscopie), les progrès de la radiologie qui permettent de radio-cinématographier et radio-téléviser nos organes internes en action, avec de faibles doses de rayons X, enrichissent nos connaissances sur le fonctionnement de l'organisme.

La physiologie n'est pas seulement une science d'observation mais aussi et surtout une science d'expérimentation. Vous en avez eu des exemples en classe de troisième ; vous le constaterez à nouveau cette année.

C'est de la physiologie qu'est sortie la notion d'**appareil** (pages 8 et 16), groupement d'organes qui assurent une fonction déterminée. S'il fut logique, à une étape donnée des connaissances anatomiques, de supposer que le tube digestif, le foie, le pancréas devaient concourir à la transformation des aliments, cette hypothèse ne put être reconnue valable qu'après étude expérimentale du fonctionnement de ces divers organes, de leurs actions mécaniques ou chimiques, ou des deux à la fois, sur les produits ingérés. Les artères (du grec *aër*, air et *têrein*, conserver) furent ainsi nommées parce que les premiers anatomistes croyaient qu'elles renfermaient de l'air. Après la mort, tandis que les veines sont pleines de sang, les artères sont en effet vides, d'où l'erreur des Anciens.

1. L'endoscope permet d'explorer aussi les organes sans communication naturelle avec l'extérieur. Introduit par une fine ouverture de la paroi abdominale par exemple, il permet de voir directement la surface des viscères tels que foie, vésicule, estomac, vessie, ovaires, trompes... ou par une petite trépanation du crâne (on remet la rondelle osseuse pour reboucher ensuite) d'explorer visuellement les cavités internes du cerveau et de l'encéphale (ventriculoscopie).

2 VUE D'ENSEMBLE SUR LE RÔLE DES APPAREILS, LEUR INTERDÉPENDANCE

Vous avez acquis, par la dissection d'un petit Mammifère, l'idée d'une machine organique construite sur un plan semblable à celui du corps humain. Grâce à vos connaissances d'anatomie et de physiologie humaines acquises antérieurement, vous avez pu reconnaître les appareils digestif, respiratoire, circulatoire, excréteur, etc.

C'est encore en faisant appel à vos souvenirs que vous savez l'essentiel du rôle des divers appareils.

L'*appareil digestif* assure les transformations chimiques d'une partie des aliments en produits solubles dans l'eau, cette solubilisation permettant le passage des substances nutritives dans le sang.

Par l'*appareil respiratoire* l'air échange ses gaz avec ceux du sang.

L'*appareil circulatoire* assure la circulation du sang (et de la lymphe) dans tous nos organes. Ces liquides transportent les éléments venant de la digestion et l'oxygène absorbé au niveau des poumons, mais aussi les produits de « déchet » (CO_2 par exemple) vers les *appareils excréteurs* (appareil urinaire, glandes sudoripares, poumons, foie) qui les rejettent hors de l'organisme.

Digestion, respiration, circulation, excrétion sont dites **fonctions de nutrition** : elles concourent à assurer la vie de tous les organes. La **fonction de reproduction** permet la multiplication des individus et le maintien de l'espèce dans le temps.

Fonctions de nutrition et fonction de reproduction sont groupées sous le vocable de **fonctions végétatives** parce qu'elles existent chez tous les êtres vivants et parce que, nous allons le voir dans un instant, elles dominent les autres fonctions chez les végétaux.

On oppose souvent, en effet, les fonctions végétatives à celles qui sont accomplies par le *squelette*, les *muscles*, le *système nerveux* et les *organes des sens*. Ces derniers appareils mettent l'animal en relation avec le milieu extérieur : on dit qu'ils remplissent des **fonctions de relation**. Sensibilité et mouvement existent chez les végétaux, mais ils y ont beaucoup moins d'importance que chez les animaux.

En réalité, toutes les fonctions sont étroitement associées. Vous savez que la nutrition demande le concours incessant du système nerveux, des muscles et même des sens et du squelette. Inversement, aucun de ces appareils, pas plus que les organes reproducteurs, ne fonctionnerait sans l'apport d'aliments et l'accomplissement des fonctions de nutrition.

Que le fonctionnement d'un appareil, voire d'un organe, vienne à se modifier, il y a retentissement sur l'organisme entier.

Le *système nerveux*, le *système hormonal* (thyroïde, parathyroïdes, hypophyse, etc.) établissent des liaisons fonctionnelles très étroites entre organes divers. Les hormones sont transportées par le sang et par la lymphe. L'appareil circulatoire, le sang, la lymphe assurent ainsi des liaisons indispensables. L'animal ne peut survivre à l'arrêt d'une des fonctions nutritives essentielles.

L'organisme animal est un tout, fait de parties qui fonctionnent en harmonie.

Certains chapitres de physiologie vous le montreront à nouveau cette année et vous le préciseront.

3 TISSUS ET CELLULES

● Tissus

Après la dissection générale qui nous révèle la forme et la position des divers organes, on peut disséquer chaque organe pour en connaître la structure. Ainsi la paroi du cœur montre trois couches superposées ; de l'extérieur à l'intérieur : le *péricarde*, déjà décrit ; le *myocarde* (du grec *muos*, muscle), partie la plus épaisse, charnue, contractile (muscle cardiaque) ; tapissant l'intérieur, l'*endocarde* (du grec *endon*, dedans), lame mince et lisse sur laquelle glisse le sang.

Trois tuniques superposées forment aussi la paroi des vaisseaux, la couche interne (endartère, endoveine) y prolongeant l'endocarde.

De même, le tube digestif présente trois couches ou tuniques : une couche externe formant enveloppe, une couche moyenne musculeuse dont les contractions brassent et propulsent les aliments, une couche interne, riche en glandes (muqueuse) ayant un pouvoir lubrifiant (par un mucus), digestif ou absorbant.

Ces superpositions rappellent un peu celle que nous retrouvons dans la paroi de nos vêtements où une couche interne, lisse, pour faciliter le glissement, double la couche principale. Entre les deux, une couche de toile raide peut s'intercaler dans les régions qui doivent avoir une certaine rigidité (revers de veste, de pardessus, par exemple). On appelle **tissus**, par analogie avec ces éléments vestimentaires, les matériaux fondamentaux qui constituent nos organes. **L'histologie** ou science des tissus est l'étude détaillée de la structure des organes. C'est aux propriétés et à l'agencement de ses tissus qu'un organe doit ses qualités et ses possibilités de fonctionnement.

L'un des tissus, dont nous aurons à reparler, est le *tissu conjonctif*, ainsi nommé parce qu'il « joint » les organes les uns aux autres et les tissus à l'intérieur d'un organe. La *plèvre* qui joint les poumons à la paroi thoracique (page 9), le *péritoine* qui relie les viscères abdominaux entre eux et à la paroi abdominale, le *péricarde* qui enveloppe le cœur entre les deux poumons, sont des membranes (séreuses) essentiellement formées de tissu conjonctif.

Vous savez (voir Ecologie de 1^{re}) que les plantes sont aussi formées de tissus.

● Cellules

L'utilisation du microscope (à partir du XVII^e siècle) révéla progressivement que tous les tissus sont des assemblages de *cellules* plus ou moins différenciées. Le microscope révélait en même temps l'existence, en grand nombre, d'animaux minuscules (*Protozoaires*, du grec *prôtos*, premier et *zôon*, animal) et de plantes (*Protophytes*, du grec *phuton*, plante) constitués par une seule cellule. (L'ensemble de ces êtres unicellulaires forme le groupe des *Protistes*.) Il permettait aussi de constater que les êtres pluricellulaires (dits *Métazoaires* et *Métaphytes*) sont issus d'une seule cellule, l'œuf, qui se divise un grand nombre de fois.

Ainsi, la cellule apparaissait comme l'élément primordial de tout organisme vivant. Voilà pourquoi l'étude de la vie ou **Biologie** (du grec *bios*, vie) passe obligatoirement par celle de la cellule ou **Cytologie** (du grec *kutos*, cellule).

Problèmes de relations avec le milieu extérieur

L'animal et l'Homme subissent l'action du milieu dans lequel ils vivent ; ils réagissent à cette action, notamment par des mouvements ; on dit qu'ils sont sensibles à l'action du milieu. Cette sensibilité est donnée par les organes des sens et le système nerveux.

La sensibilité permet aussi de connaître l'existence du milieu extérieur avec ses diverses qualités et particularités.

Les mouvements sont dus à des contractions musculaires, elles-mêmes déterminées par l'action du système nerveux. Ainsi, les fonctions de relation (page 16) mettent en jeu le système nerveux, les organes des sens et les muscles.

Nous étudierons successivement : l'organisation générale du système nerveux des Vertébrés et le tissu nerveux, le tissu musculaire, quelques aspects du fonctionnement des muscles et du système nerveux.

2. Organisation

Le système nerveux commande nos muscles, règle le fonctionnement de tous les organes et, par les sens, renseigne sur le monde extérieur. Il est le siège des facultés intellectuelles.

C'est le système nerveux des Mammifères qui, à plus d'un titre, nous intéresse le plus ; mais, dans ses grandes lignes, l'organisation du système nerveux est la même chez les Mammifères et chez les autres Vertébrés ; aussi convient-il de reconnaître d'abord, par des dissections, le plan général de cette organisation et la constitution des parties qui sont aisément accessibles à l'observation.

On nomme encéphale la partie du système nerveux logée dans le crâne.

Nous réservons pour le chapitre 23 la description et la comparaison d'encéphales de principaux types de vertébrés.

ÉTUDE PRATIQUE DE L'ORGANISATION DU SYSTÈME NERVEUX :

Vous aurez recours aux pages 23 à 29 pour bien comprendre ce que vous verrez et pour répondre aux questions posées.

1 AXE CÉRÉBRO-SPINAL DE LA SOURIS

Pour faire cette dissection facilement, et avec les meilleurs résultats possibles, il faut que la souris, après avoir été tuée, ait séjourné au moins une semaine dans le formol à 10 p. 100 (pour durcir le tissu nerveux), puis deux ou trois jours dans l'acide chlorhydrique à 10 p. 100 (pour décalcifier le squelette).

générale

du système nerveux des Vertébrés

La dissection destinée à étudier l'axe cérébro-spinal peut se faire sur la souris déjà disséquée pour l'étude des viscères (chapitre 1).

● Face dorsale

- Placez la souris sur le liège de la cuvette à dissection, le dos vers le haut : épinglez-la par les quatre pattes et l'extrémité du museau. Enlevez la peau sur la tête et le cou, et fendez-la longitudinalement au milieu du dos ; écartez-la ensuite de part et d'autre du milieu.

Pourquoi le crâne est-il transparent ? Que voyez-vous par transparence dans le crâne ?

- Enlevez les muscles de la nuque, qui sont très développés. Ouvrez le crâne avec précaution, et mettez à nu l'encéphale. Fendez la colonne vertébrale sur toute sa longueur ; écartez-en un peu les deux moitiés. Souvent, on voit ainsi, surtout dans la partie postérieure, des nerfs qui se rattachent à la moelle épinière. Dégagez ensuite complètement la moelle épinière.

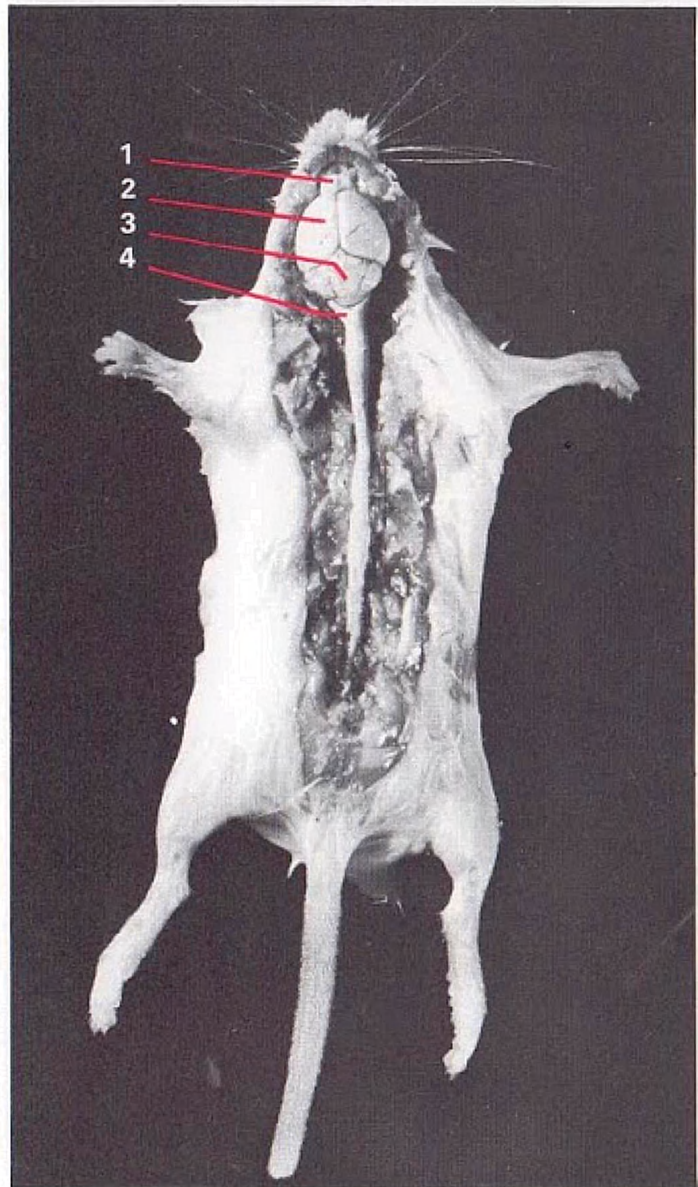
Parfois, il reste une fine membrane sur l'encéphale et sur la moelle. Quelle est cette membrane ? Après l'avoir enlevée, vous distinguez mieux les différentes parties de l'encéphale. Quelles sont ces parties ? (Des chiffres les désignent sur la figure 1.)

En écartant légèrement les deux moitiés de 2, vous voyez qu'elles sont reliées l'une à l'autre. Quelle est la couleur de la partie qui les relie ? Quel est son nom ?

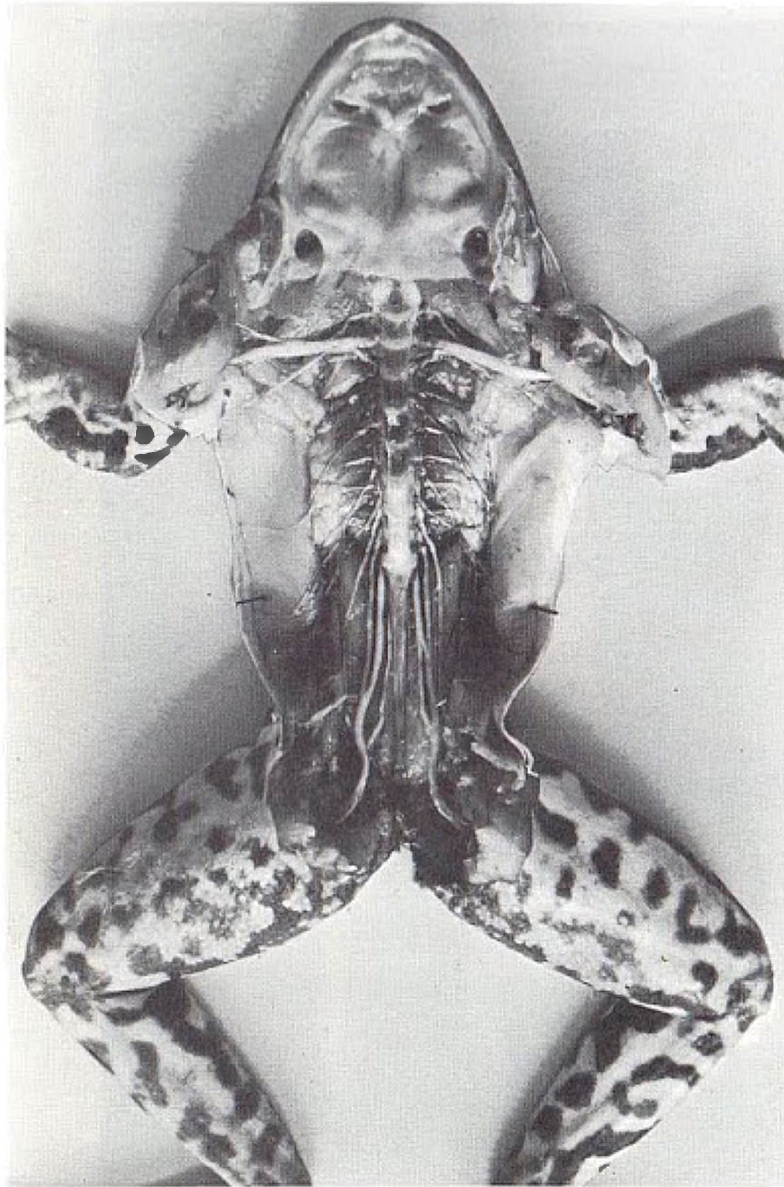
- Soulevez légèrement 2 en arrière pour mieux distinguer ce qui se trouve entre 2 et 3 ; que voyez-vous en cet endroit ? Soulevez ensuite, avec précaution, la partie postérieure de 3. Que voyez-vous en dessous ?

La moelle épinière a-t-elle le même diamètre d'un bout à l'autre ? Comment se termine-t-elle ?

- Dessinez l'axe cérébro-spinal vu par sa face dorsale, et désignez par des annotations toutes les parties ainsi visibles 1.



1 Axe cérébro-spinal de Souris (face dorsale).



2 Nerfs rachidiens de Grenouille.

● Face ventrale

- Soulevez avec précaution l'encéphale en avant ; vous voyez des nerfs rattachés à sa face inférieure (ou ventrale). A quels organes aboutissent les deux nerfs qui sont le plus en avant ? Quels sont ces nerfs ? Coupez-les le plus loin possible de l'encéphale, et retournez l'ensemble de l'axe cérébro-spinal. Deux gros nerfs sont restés à la base du crâne ; recherchez les points où ils s'attachaient sur l'encéphale.

- Dessinez l'axe cérébro-spinal vu par sa face ventrale, en désignant par des annotations tout ce qui est visible sur l'encéphale et sur la moelle épinière.

● Substance blanche et substance grise

- Coupez transversalement l'encéphale au milieu de **2** ; la surface de section n'a pas partout le même aspect.

- Dessinez la section de l'encéphale en indiquant la répartition de la substance blanche et de la substance grise.

2 NERFS RACHIDIENS DE LA GRENOUILLE

Les nerfs rachidiens sont très fins et difficiles à voir chez la Souris, mais beaucoup plus visibles chez la Grenouille. Nous donnerons seulement ici les indications nécessaires à l'étude de ces nerfs ; nous n'étudierons pas l'axe cérébro-spinal de la Grenouille, qui, comme celui de la Souris, comprend un encéphale et une moelle épinière (voir page 73, figure **3**).

- La grenouille étant placée dans la cuvette, le dos contre le liège, enlevez tous les viscères ; vous voyez les nerfs rachidiens, sortant de la colonne vertébrale **2** .

Combien y a-t-il de nerfs rachidiens ? Restent-ils tous isolés ? Regardez particulièrement les nerfs qui se rendent dans les pattes. Reconnaissez-vous le nerf sciatique ?

D'après les dissections représentées sur la figure **2** et sur la figure **7** page 75 du chapitre 5, dites comment se forme ce nerf. Dessinez la préparation et annotez votre dessin.

3 ENCÉPHALE DE MOUTON

Pour pouvoir être disséqué, l'encéphale (en triperie, *cervelle*) devra avoir séjourné une semaine au moins dans du formol à 10 p. 100.

● Morphologie externe

Des vaisseaux sanguins cachent souvent la configuration des diverses parties de l'encéphale. Otez ces vaisseaux. Pourquoi tiennent-ils ensemble ? Par quoi l'encéphale est-il enveloppé ? Peut-on le débarrasser complètement de cette enveloppe ?

Étudiez l'encéphale, et dessinez-le par la face dorsale **3** et la face ventrale **4**. Désignez par des annotations les différentes parties visibles sur ces deux faces.

● Observations préparatoires à la dissection

Posez l'encéphale, la face dorsale en haut. Écartez avec précaution les hémisphères cérébraux. Quelle est la couleur de ce qui les réunit au fond de la scissure interhémisphérique, et quel est le nom de cette partie de l'encéphale (partie que nous désignerons provisoirement par la lettre A) ?

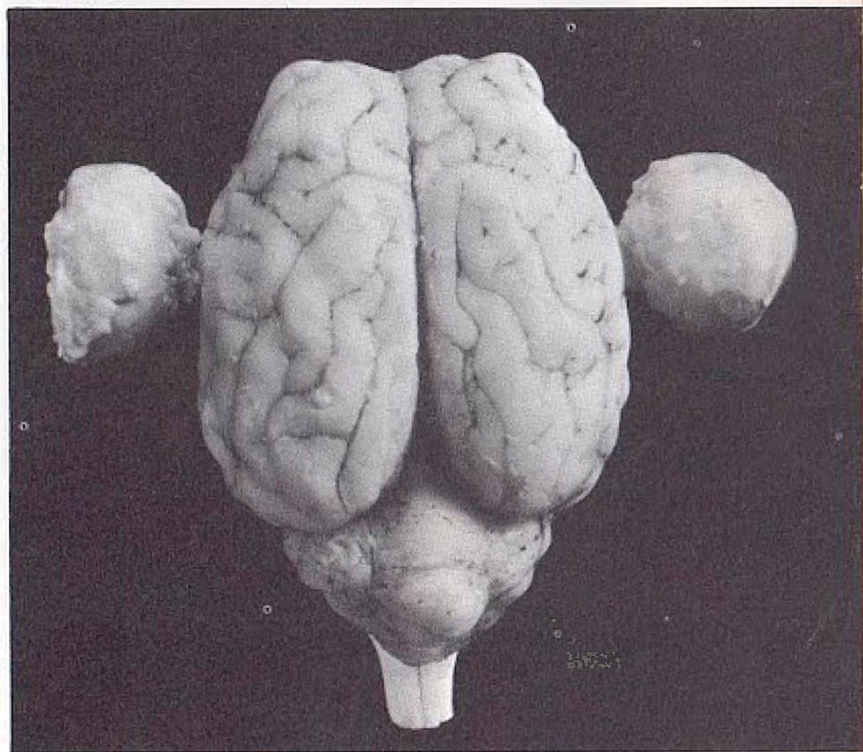
Soulevez avec précaution l'arrière des hémisphères cérébraux. Quelles sont les nouvelles parties de l'encéphale qui apparaissent alors ?

Soulevez le cervelet en avant, puis en arrière. Que voyez-vous ?

● Dissection

- La face dorsale de l'encéphale étant vers le haut, coupez, sous le cervelet, les cordons nerveux qui se rattachent à cet organe. Que voyez-vous sous l'emplacement du cervelet (au milieu et sur les côtés) ?

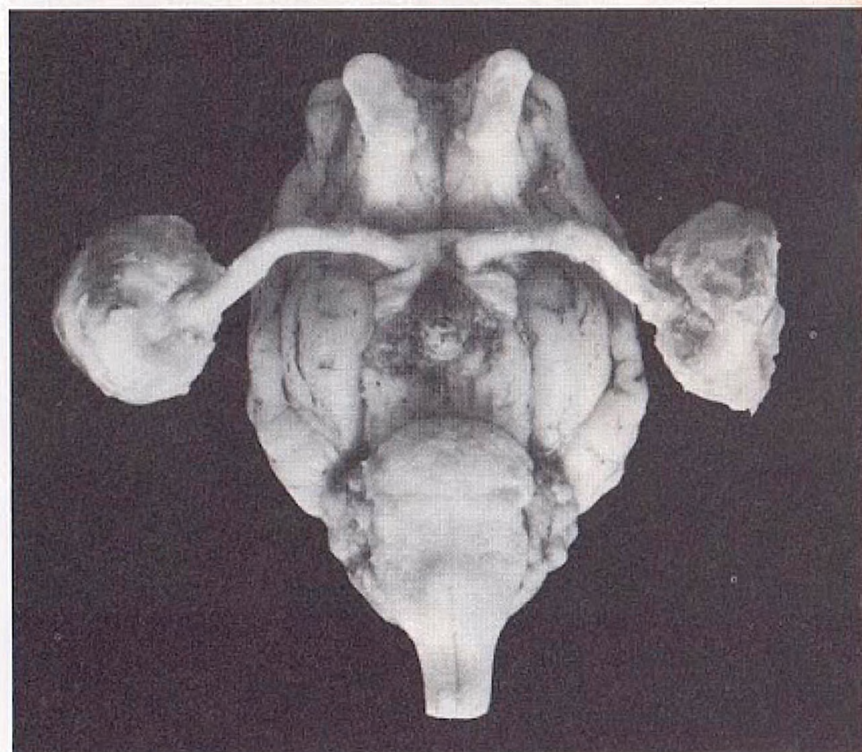
- Enlevez, par tranches successives, la partie supérieure des hémisphères cérébraux jusqu'au niveau de A ; déchirez et enlevez complètement la lame A. Sous A, apparaît une nouvelle lame blanche, que nous nommerons provisoirement B. Quelles sont les deux cavités situées en avant de B, de part et



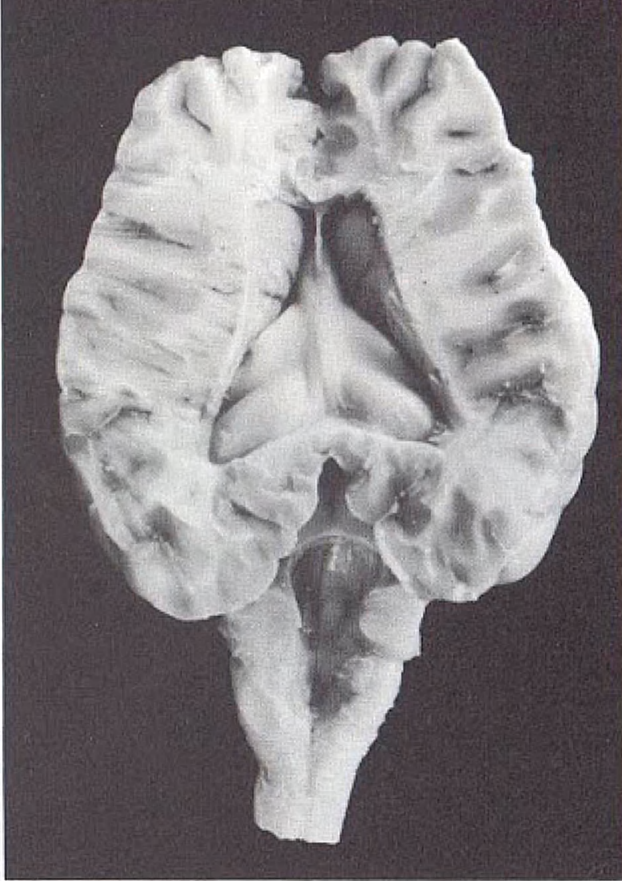
Encéphale de Mouton.

3 Face dorsale

4 Face ventrale



5



d'autre du plan de symétrie ? Que voyez-vous au fond de ces cavités ? Quel est le nom de la lame qui les sépare (lame contenue dans le plan de symétrie) ? Faites un dessin de la dissection à ce stade 5 ; annotez-le en précisant, notamment, le nom de B.

- Comment les lames A et B étaient-elles unies ? Pour vous aider à comprendre les relations de A et B, étudiez en même temps la surface d'une section sagittale (section par le plan de symétrie), et faites un dessin annoté de cette section 7.

- Percez B sur le plan de symétrie. Quelle est la cavité qui apparaît ainsi entre les

6

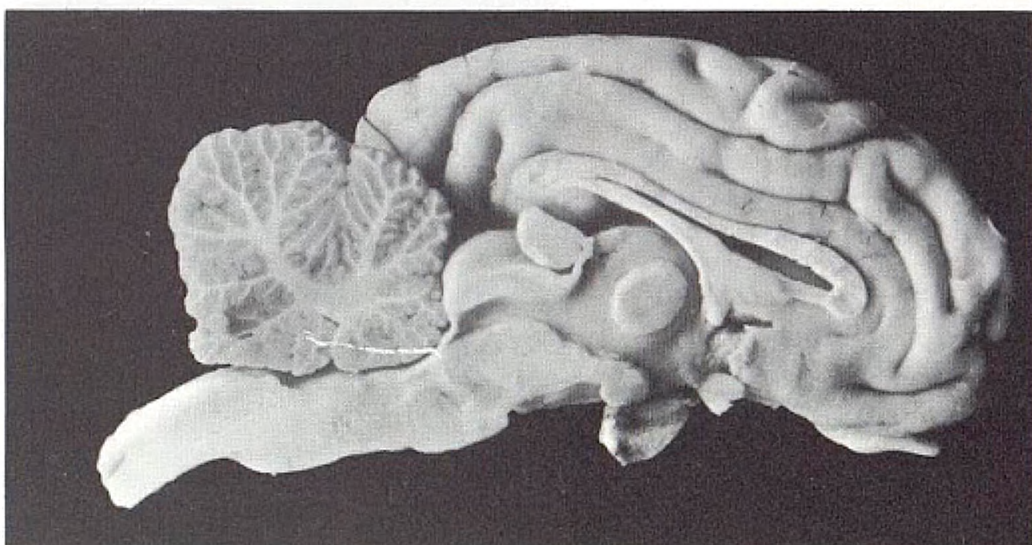


hémisphères cérébraux ? Enlevez maintenant complètement B, et amincissez encore ce qui reste des hémisphères cérébraux, de façon à mettre à nu les différentes parties de l'encéphale qui se trouvent sous ces hémisphères. La membrane qui recouvre la partie antérieure du 4^e ventricule cache l'orifice d'un canal dans lequel vous pouvez introduire une allumette. Où l'allumette aboutit-elle ? Un autre canal s'ouvre à la pointe postérieure du 4^e ventricule ; quel est son nom ?

Faites un dessin annoté de la dissection à ce stade 6.

7

Section sagittale d'encéphale de Mouton.



ORGANISATION DU SYSTÈME NERVEUX

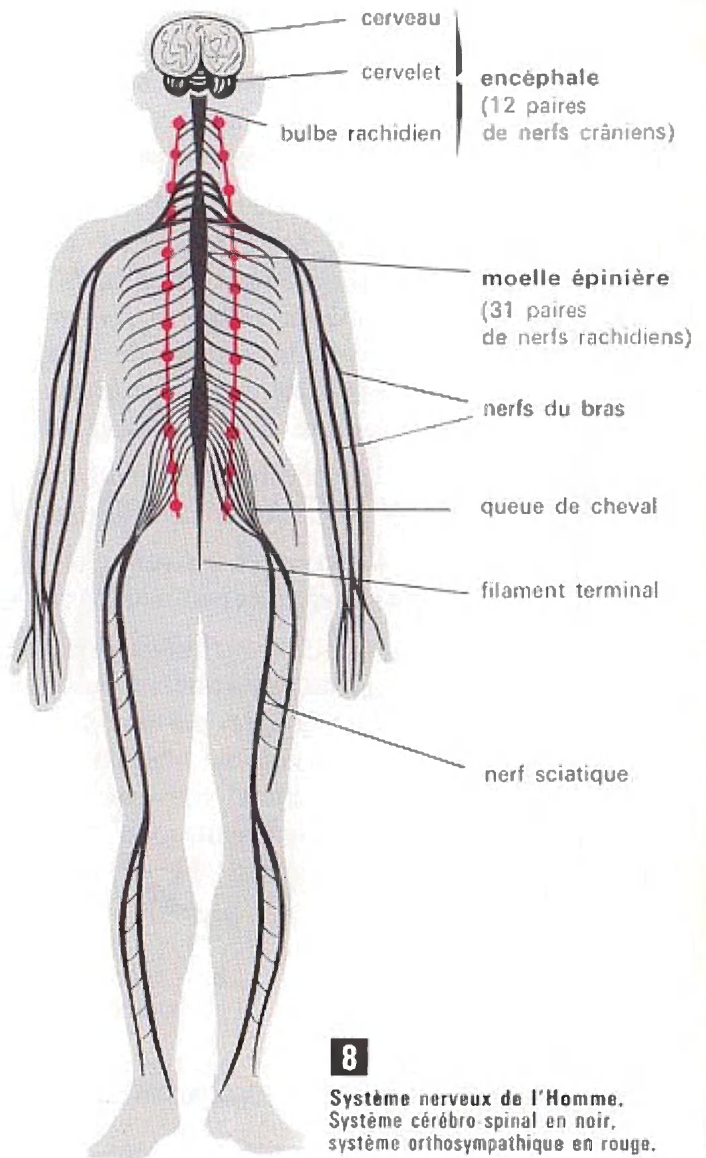
L'étude anatomique du système nerveux conduit à distinguer le système cérébro-spinal et le système orthosympathique. (Le système nerveux de l'Homme sera pris pour exemple dans la description qui suit.)

SYSTÈME CÉRÉBRO-SPINAL

Le système cérébro-spinal (du latin *cerebrum*, cerveau, et *spina*, épine; *épine dorsale* est le nom ancien de la colonne vertébrale) comprend l'*axe cérébro-spinal*, ensemble d'organes logés dans des cavités du squelette, et des *nerfs* rattachés à cet axe. L'axe cérébro-spinal est composé de l'*encéphale*, dans le crâne, et de la *moelle épinière*, dans le canal rachidien de la colonne vertébrale; les nerfs qui se rattachent à l'encéphale sont les *nerfs crâniens*, et ceux qui se rattachent à la moelle épinière, les *nerfs rachidiens* **8**.

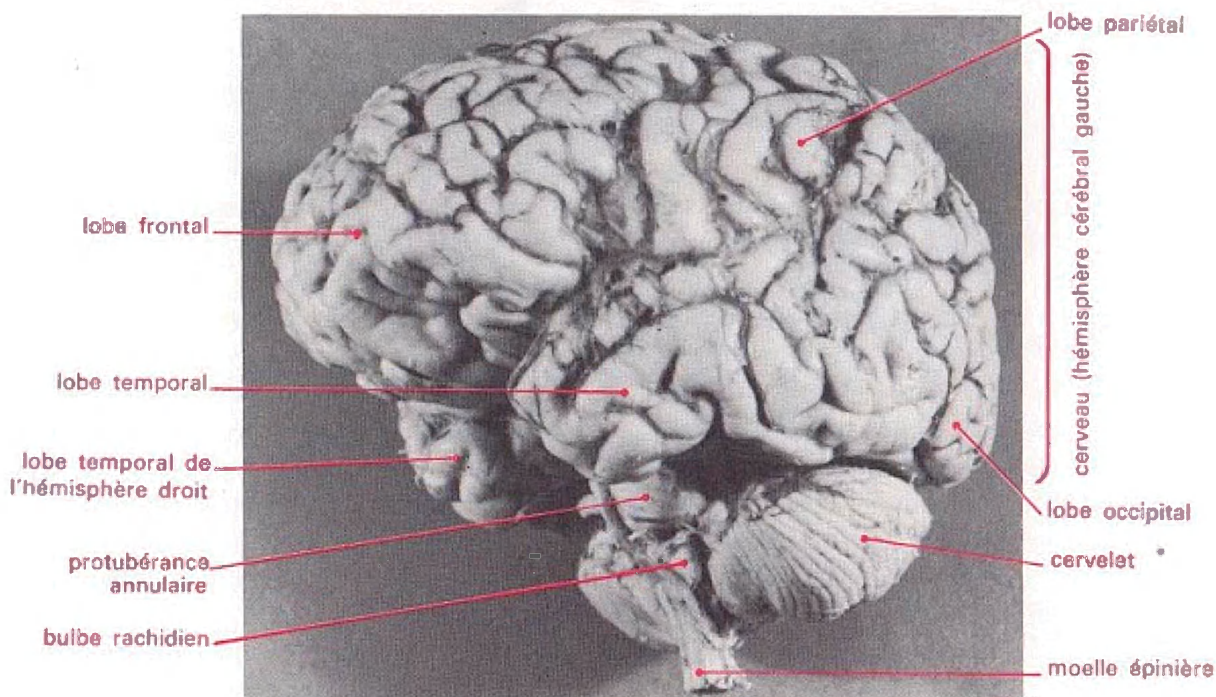
1 MORPHOLOGIE EXTERNE DE L'ENCÉPHALE

La plus grande partie de l'encéphale est constituée par le *cerveau* qui, chez l'Homme, recouvre partiellement le *cervelet* **9**; celui-ci est lui-même



Encéphale humain vu du côté gauche et légèrement par en-dessous.

9



placé au-dessus et en arrière du *bulbe rachidien*, qui se continue par la moelle épinière; la face antérieure du bulbe (à l'opposé du cervelet) est entourée par une sorte d'anneau appelé *protubérance annulaire*.

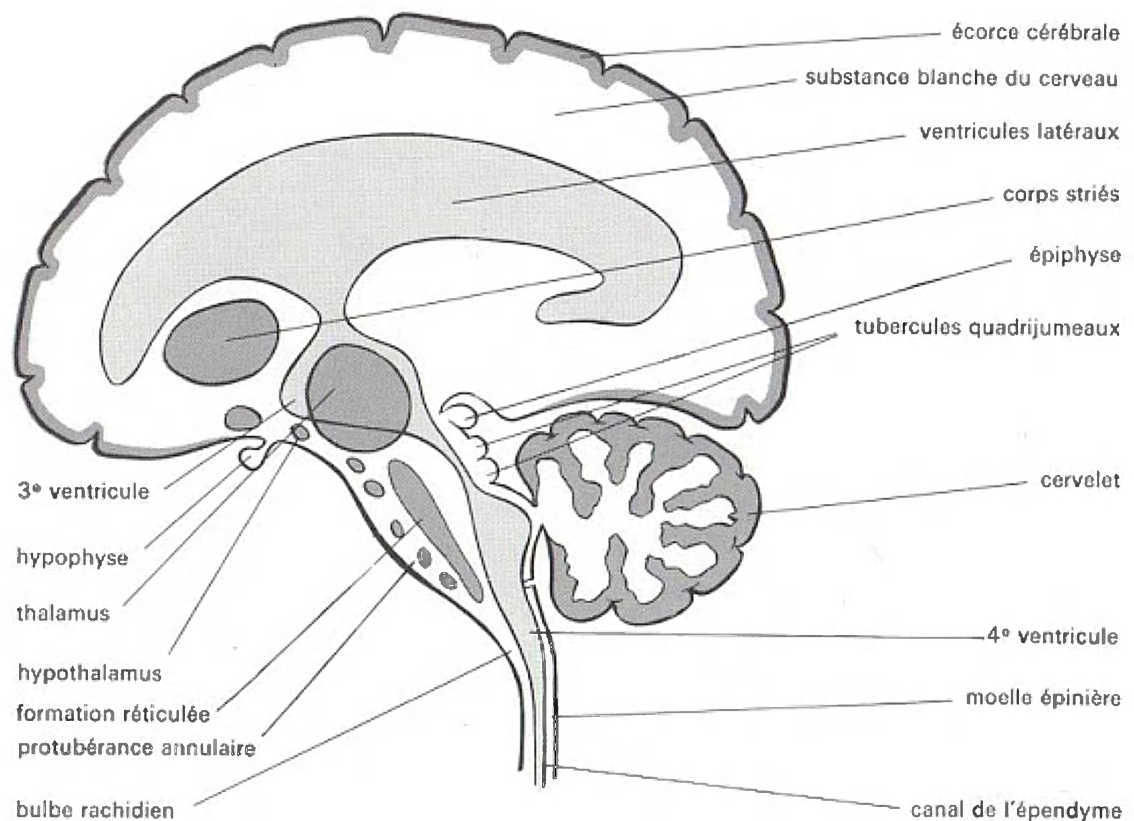
Le cerveau est formé de 2 moitiés, les hémisphères cérébraux, séparées par un espace appelé *scissure interhémisphérique*. La surface des hémisphères cérébraux est lisse chez la Souris (voir p. 19); chez l'Homme, elle est creusée de nombreux *sillons* et *scissures* (celles-ci plus profondes que ceux-là); les scissures divisent la surface de chaque hémisphère cérébral en plusieurs *lobes* (désignés d'après les os du crâne qui les recouvrent), et les sillons divisent chaque lobe en plusieurs *circonvolutions* 9 page 23.

Le cervelet comprend une partie médiane, le *vermis*, et deux parties latérales, les *hémisphères cérébelleux* 10 ; sa surface est profondément plissée.

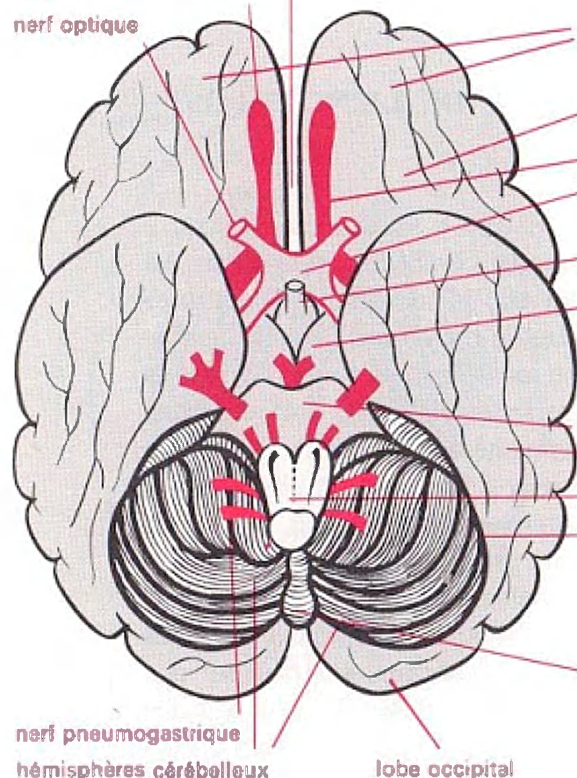
Le cervelet est rattaché au bulbe et à la protubérance annulaire par des cordons, appelés pédoncules cérébelleux, que l'on coupe pour détacher le cervelet 11 .

Le bulbe rachidien présente, à sa face antérieure, un sillon qui prolonge celui de la moelle épinière; à sa face postérieure, il est creusé d'une cavité à peu près losangique, en partie cachée par le cervelet : le 4^e ventricule 11 . En réalité, le 4^e ventricule est une cavité intérieure de l'encéphale; mais cette cavité est fermée, du côté dorsal, par une membrane très fine, percée d'un orifice; par cet orifice, les cavités intérieures de l'encéphale communiquent avec celle qui entoure l'axe cérébro-spinal 11 et 12 .

Schéma de l'organisation de l'encéphale. 12

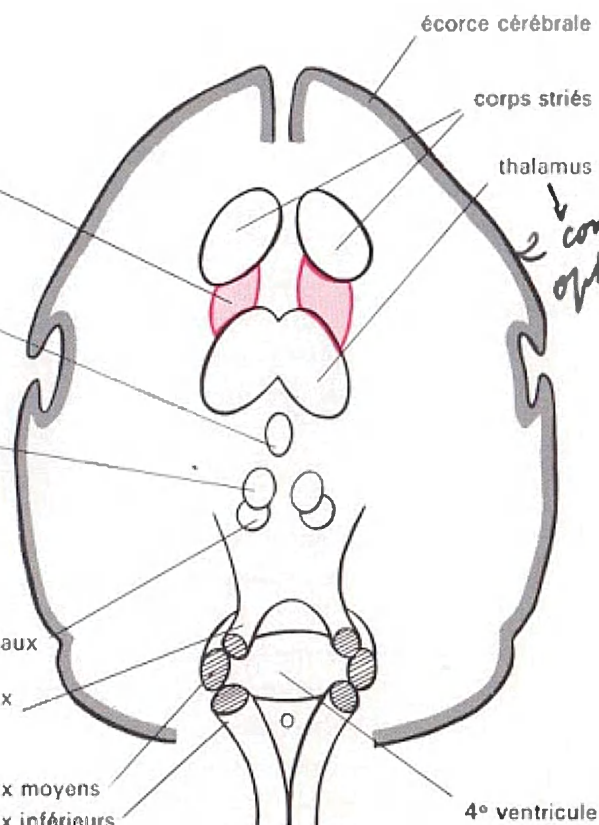


scissure interhémisphérique
bulbe (ou lobe) olfactif
nerf optique



10 Face inférieure de l'encéphale.
En rouge, les divers nerfs crâniens se détachant du bulbe et de la protubérance annulaire.

hémisphères cérébraux
lobe frontal
plexus choroïdes
nerf olfactif
chiasma optique
épiphyse
tige de l'hypophyse
pédoncules cérébraux
tubercules quadrijumeaux antérieurs
protubérance annulaire
lobe temporal
bulbe rachidien
cervelet
tubercules quadrijumeaux postérieurs
pédoncules cérébelleux supérieurs
vermis
pédoncules cérébelleux moyens
pédoncules cérébelleux inférieurs



11 Schéma des diverses parties de l'encéphale que recouvrent le cerveau et le cervelet.

Les hémisphères cérébraux recouvrent, vers l'arrière, les *tubercules quadrijumeaux*, qui sont deux paires de renflements placés de part et d'autre du plan de symétrie en avant du cervelet, et l'*épiphyse*, organe impair, c'est-à-dire situé sur le plan de symétrie **11** et **12**.

A la face inférieure de l'encéphale, deux cordons, partant de la protubérance annulaire, pénètrent dans les hémisphères cérébraux; ce sont les *pédoncules cérébraux* **10**.

Du cerveau se détachent les nerfs olfactifs et les nerfs optiques **10**. Les *nerfs olfactifs* sont terminés par des renflements, les *lobes olfactifs* (ou bulbes olfactifs), qui sont placés juste au-dessus des fosses nasales (chez la Souris, les lobes olfactifs ne sont pas recouverts par le cerveau, et se voient en avant des hémisphères cérébraux). Les *nerfs optiques* se croisent (*chiasma optique* ou chiasma des nerfs optiques) avant de se rendre aux yeux. Les autres nerfs crâniens se rattachent au bulbe rachidien et aux régions voisines **10**. En arrière du chiasma optique, une petite tige porte l'*hypophyse* **12** qui est une glande sécrétant des hormones (voir page 119). La région de l'encéphale voisine de l'hypophyse s'appelle l'*hypothalamus*; elle est ainsi nommée parce que, juste au-dessus — comme on va le voir — se trouve le *thalamus*.

2 MORPHOLOGIE INTERNE MACROSCOPIQUE DE L'ENCÉPHALE

● Substance blanche et substance grise

En coupant diverses parties de l'encéphale, on voit une « substance blanche » et une « substance grise » 12 . Dans les hémisphères cérébraux, l'intérieur est constitué par de la substance blanche, et celle-ci est recouverte d'une mince couche de substance grise (2 millimètres d'épaisseur en moyenne) appelée *écorce cérébrale* ou *cortex cérébral*. L'écorce cérébrale est continue au fond des sillons et des scissures; si on pouvait la développer, sa surface totale (20 dm² environ) serait notablement plus grande que celles des hémisphères cérébraux.

Dans le cervelet, la substance blanche est également à l'intérieur; elle y prend une configuration ramifiée (« arbre de vie » des anciens anatomistes).

Dans les autres parties de l'encéphale, la substance grise est répartie sous forme de masses isolées dans la substance blanche et appelées *noyaux gris*. Il y a des noyaux gris dans le bulbe rachidien, dans la protubérance annulaire, dans les tubercules quadrijumeaux; à la base des hémisphères cérébraux, se trouvent des noyaux gris de plus grande taille: les *corps striés* (ils doivent leur nom aux stries qu'ils présentent lorsqu'on en fait une section) et le *thalamus* (celui-ci est formé de deux masses symétriques, les *couches optiques*). Corps striés et thalamus sont souvent désignés par les expressions *noyaux gris de la base du cerveau* ou *noyaux gris centraux*; entre eux, se trouvent des replis membraneux riches en vaisseaux sanguins, les *plexus choroïdes* 11 , dont nous indiquerons plus loin l'origine.

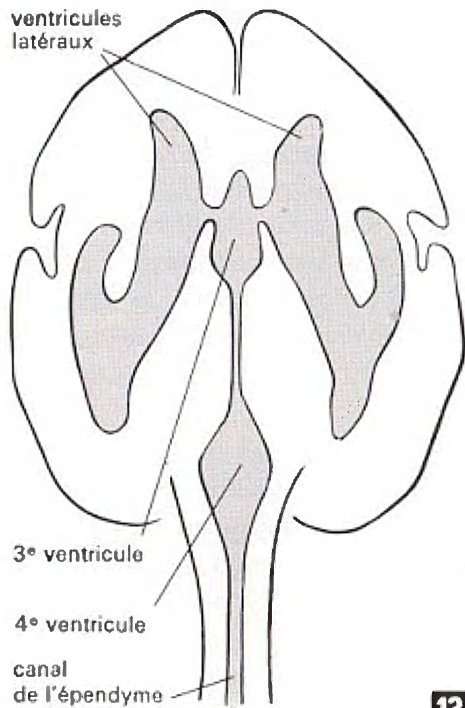
La *formation réticulée* est une importante zone de substance grise qui s'étend depuis le bulbe rachidien jusqu'à la base du cerveau 12 .

● Cavités intérieures de l'encéphale 12 et 13

Chaque hémisphère cérébral est creusé d'une cavité de forme compliquée appelée *ventricule latéral*. A la base de chacun des ventricules latéraux, dans sa partie antérieure, se trouve l'un des corps striés. Entre les couches optiques existe une cavité médiane, le 3^e *ventricule*; les couches optiques sont réunies au travers du 3^e ventricule par la *commisure grise* 14 . Les ventricules latéraux communiquent avec le 3^e ventricule, et celui-ci, par un fin canal, avec le 4^e; la cavité du 4^e ventricule, enfin, se continue par le canal qui se trouve dans la moelle épinière (canal de l'épendyme).

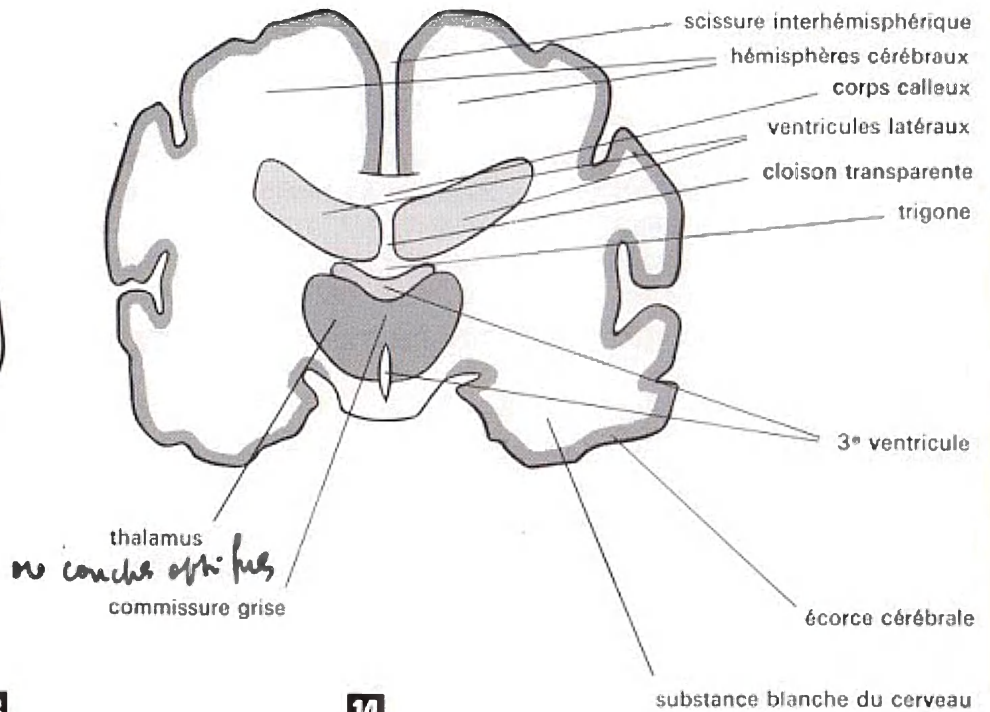
● Mode d'union des deux hémisphères cérébraux

Les deux hémisphères cérébraux sont rattachés l'un à l'autre par deux « ponts » de substance blanche 14 et 15; l'un d'eux, le *corps calleux*, forme le fond de la scissure interhémisphérique; l'autre, le *trigone cérébral* (ou, plus simplement, le *trigone*), constitue le toit du 3^e ventricule; entre le corps calleux et le trigone, une mince membrane, la *cloison transparente*, sépare les deux ventricules latéraux.



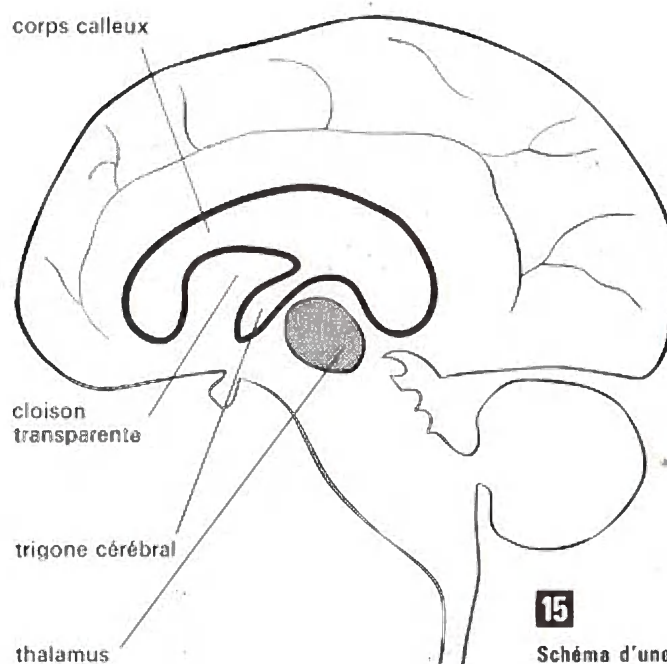
13

Schéma des cavités intérieures de l'encéphale.



14

Schéma d'une coupe frontale du cerveau
(coupe par un plan vertical
perpendiculaire au plan de symétrie).



15

Schéma d'une section sagittale de l'encéphale.

5-7) l'absence de
moelle
rachidienne

3 NERFS CRANIENS

Parmi les nerfs crâniens (12 paires), nous en signalerons seulement quelques-uns : nerfs olfactifs et optiques, déjà cités; *nerfs auditifs*, qui se rendent aux oreilles; *nerfs moteurs oculaires*, qui se rendent aux muscles des yeux; *nerfs pneumogastriques*, ou nerfs vagues (10^e paire de nerfs crâniens et, pour cette raison, souvent désignés par un X) qui, par de nombreuses ramifications, innervent les viscères, c'est-à-dire les organes du tronc (cœur, vaisseaux, poumons, bronches, estomac, intestin, etc.).

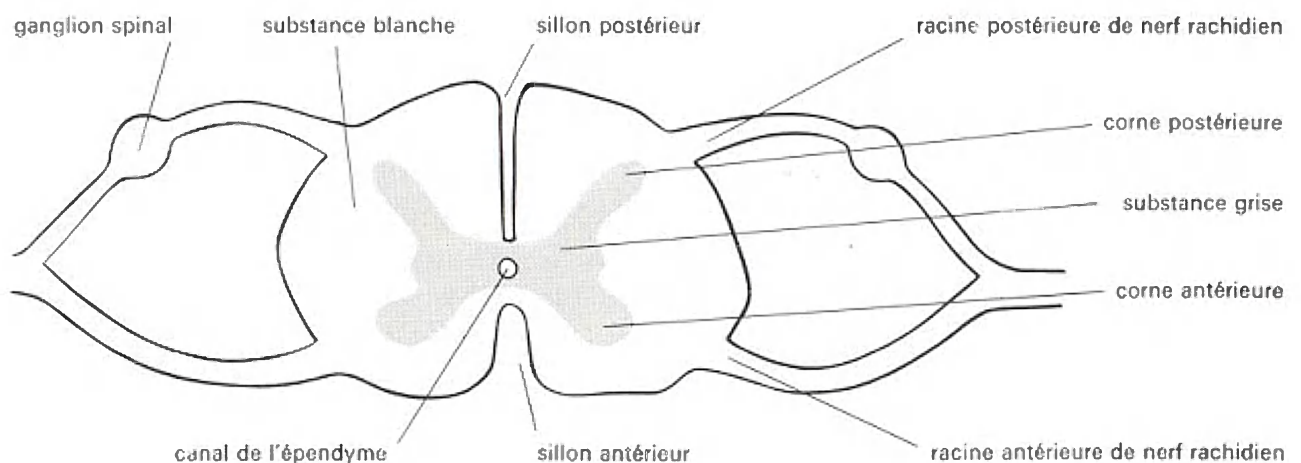
4 MOELLE ÉPINIÈRE ET NERFS RACHIDIENS

● Moelle épinière

La moelle épinière, chez l'Homme, est un cordon de 45 centimètres de longueur et 1 centimètre d'épaisseur environ; elle présente deux renflements dans les régions d'où se détachent les nerfs des membres. La moelle est parcourue par des sillons longitudinaux, dont deux sont plus marqués et plus profonds : le sillon antérieur et le sillon postérieur; à sa partie inférieure, elle se termine par un fin filament, entouré par les derniers nerfs rachidiens (dont l'ensemble constitue la *queue de cheval*).

L'intérieur de la moelle est formé de substance grise qui, sur une coupe transversale **16**, dessine 4 cornes (deux *cornes antérieures* et deux *postérieures*). Autour de la substance grise se trouve la substance blanche, que les sillons de la moelle et les cornes de la substance grise divisent en plusieurs *cordons*. Dans la substance grise, on voit un très fin canal, le *canal de l'épendyme*.

Schéma d'une coupe transversale de la moelle épinière. **16**



● Nerfs rachidiens

Il y a 31 paires de nerfs rachidiens. Chacun de ces nerfs possède deux *racines*, une **racine postérieure** ou *dorsale*, et une **racine antérieure** ou *ventrale*, qui se rattachent à la moelle en face des cornes de même nom de la substance grise; les deux racines se réunissent dans l'espace ménagé entre deux vertèbres successives, par lequel le nerf sort du canal rachidien. Chaque racine dorsale porte un renflement, le *ganglion spinal* 16 .

Les nerfs rachidiens innervent la peau et les muscles de la nuque, du tronc et des membres; ceux qui se rendent dans les membres ne restent pas isolés, mais ils se groupent pour former des nerfs plus importants, par exemple le *nerf sciatique* 8 p. 23. Le nerf sciatique parcourt la cuisse dans toute sa longueur, et ses ramifications innervent les muscles et la peau des diverses parties du membre inférieur, jusqu'aux orteils (figure 7 p. 75).

5 MÉNINGES ET LIQUIDE CÉPHALO-RACHIDIEN

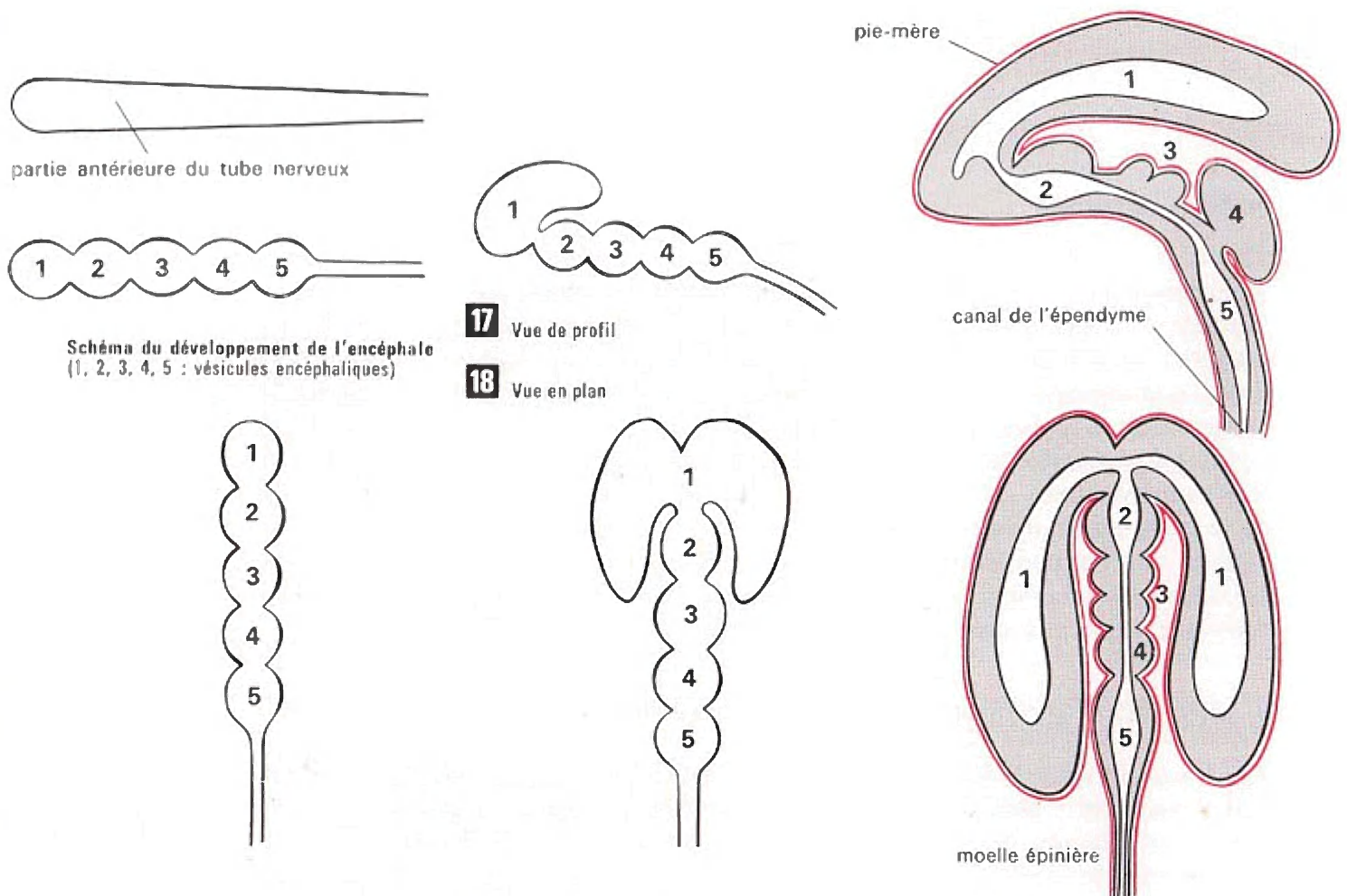
Les *méninges* sont 3 membranes intercalées entre l'axe cérébro-spinal et les os qui l'entourent ; elles sont appelées dure-mère, pie-mère et arachnoïde. La *dure-mère*, fibreuse, épaisse et résistante, est appliquée contre l'os. La *pie-mère*, fine et parcourue par de nombreux vaisseaux sanguins, recouvre directement l'axe cérébro-spinal, et elle épouse toutes les irrégularités de sa surface; en particulier, elle pénètre au fond des sillons du cerveau et de la moelle épinière. Les plexus choroïdes, déjà cités, sont des replis de la pie-mère emprisonnés dans l'encéphale au cours de son développement.

La 3^e méninge, l'*arachnoïde* (du grec *arachné*, araignée) doit son nom à ce qu'elle est constituée par d'innombrables filaments fins et enchevêtrés.

Les espaces arachnoïdiens sont occupés par le *liquide céphalo-rachidien*; le même liquide emplit les cavités intérieures de l'axe cérébro-spinal (la communication est établie, nous l'avons dit, par un orifice situé au niveau du 4^e ventricule), et les plexus choroïdes interviennent dans son renouvellement.

6 DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DE L'AXE CÉRÉBRO-SPINAL

Chez l'Homme, et chez tous les Vertébrés, l'axe cérébro-spinal se développe à partir d'un tube, dit tube nerveux, qui se forme dans la région dorsale de l'embryon. La partie antérieure se renfle et se divise en 5 vésicules dont les parois, en s'épaississant, donneront les différentes parties de l'encéphale; le reste du tube nerveux devient la moelle épinière. La première vésicule encéphalique se divise en deux éléments symétriques, qui vont constituer les hémisphères cérébraux; sur les hémisphères cérébraux encore très petits prennent naissance deux renflements qui sont à l'origine des yeux; la paroi de la 1^{re} vésicule encéphalique forme aussi, du côté ventral, les corps striés. La 2^e vésicule donne le thalamus et la région de l'épiphyse, la troisième les tubercules quadrijumeaux (du côté dorsal) et les pédoncules cérébraux (du côté ventral), la quatrième le cervelet, la cinquième le bulbe rachidien.



Les figures 17 et 18 rapprochées des figures 11, 12 et 13 permettent de comprendre l'essentiel des transformations qui se produisent, et aboutissent à la formation de l'encéphale; elles montrent aussi qu'une partie de la pie-mère peut, au cours de ce développement, se trouver enfermée dans l'encéphale (origine des plexus choroïdes). Il faut noter que le développement des hémisphères cérébraux vers l'arrière est beaucoup plus marqué chez l'Homme que chez le Mouton (3 page 21). Par ailleurs, la flexion au niveau de la 4^e vésicule encéphalique n'est très nette que chez les Primates (Homme et Singes); chez les autres animaux, l'encéphale et la moelle épinière sont dans le prolongement l'un de l'autre.

SYSTÈME ORTHOSYMPATHIQUE

Le mot sympathie vient du grec *sun*, avec, et *pathein*, sentir. Le **système sympathique** a été ainsi dénommé parce que, dès qu'on l'a découvert, il a permis d'expliquer que des organes différents réagissent ensemble dans certaines circonstances. Mais il y a aussi un système *parasymphatique* : l'explication sera donnée page 105.

Le système orthosymphatique comprend deux chaînes de renflements ou *ganglions* placés de part et d'autre de la colonne vertébrale (figure 8 p. 23). De ces ganglions orthosymphatiques, au nombre de 23 paires, partent des nerfs — les nerfs orthosymphatiques — qui se rendent aux viscères et innervent ainsi les mêmes organes que les ramifications des nerfs pneumogastriques (on verra, page 105, quelle est l'importance physiologique de cette double innervation des viscères). Les ganglions orthosymphatiques sont rattachés à la moelle épinière par de courts filets nerveux.

3. Tissu nerveux, tissu musculaire

On appelle *tissu nerveux* le tissu qui constitue les organes du système nerveux (axe cérébro-spinal, nerfs, ganglions). Le *tissu musculaire* est celui des muscles. Les muscles (la chair) représentent environ la moitié du poids du corps et nous verrons qu'on peut distinguer trois sortes de muscles : les *muscles striés*, généralement rouges, le plus souvent insérés sur des os ; les *muscles lisses*, formant la paroi de nombreux viscères (estomac, intestin, utérus) ; le *muscle cardiaque* ou *myocarde*.

Tissu nerveux et tissu musculaire possèdent des propriétés qui jouent un grand rôle dans le fonctionnement de l'organisme ; parmi les plus importantes, certaines leur sont communes et sont aussi des propriétés générales de la matière vivante.

ÉTUDE PRATIQUE DU TISSU NERVEUX

Vous pourrez consulter les pages 37 à 40.

1 STRUCTURE DE LA SUBSTANCE GRISE ET DE LA SUBSTANCE BLANCHE

● Etude d'une coupe transversale de moelle épinière fixe et colorée

- Substance grise

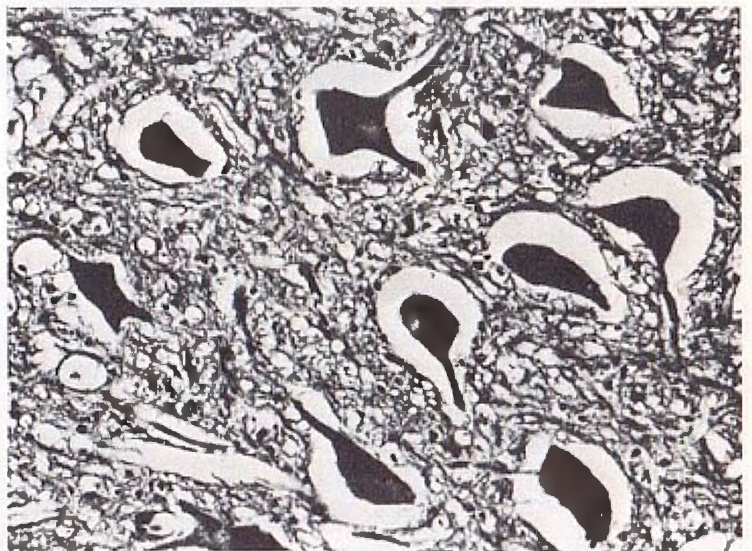
- Regardez au microscope, successivement au faible et au fort grossissements, une partie d'une corne antérieure de la substance grise (pour orienter votre coupe, voyez le schéma 16 p. 28).

Choisissez une région montrant le plus grand nombre possible d'éléments intéressants ; en regardant au fort grossissement **1**, faites de cette région un dessin annoté.

- Substance blanche

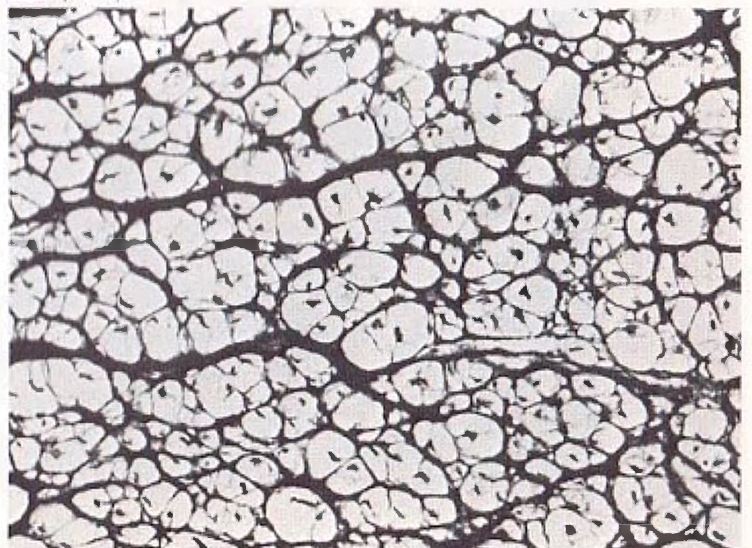
- Regardez au microscope, successivement avec le faible et le fort grossissements, une région de la substance blanche. En regardant au fort grossissement **2**, faites un dessin annoté d'une partie de ce qui est visible dans le champ du microscope.

1 Préparation du commerce.



1 Coupe faite dans une corne antérieure de la substance grise de la moelle épinière. (x 140)

2 Coupe faite dans la substance blanche de la moelle épinière. (x 140)



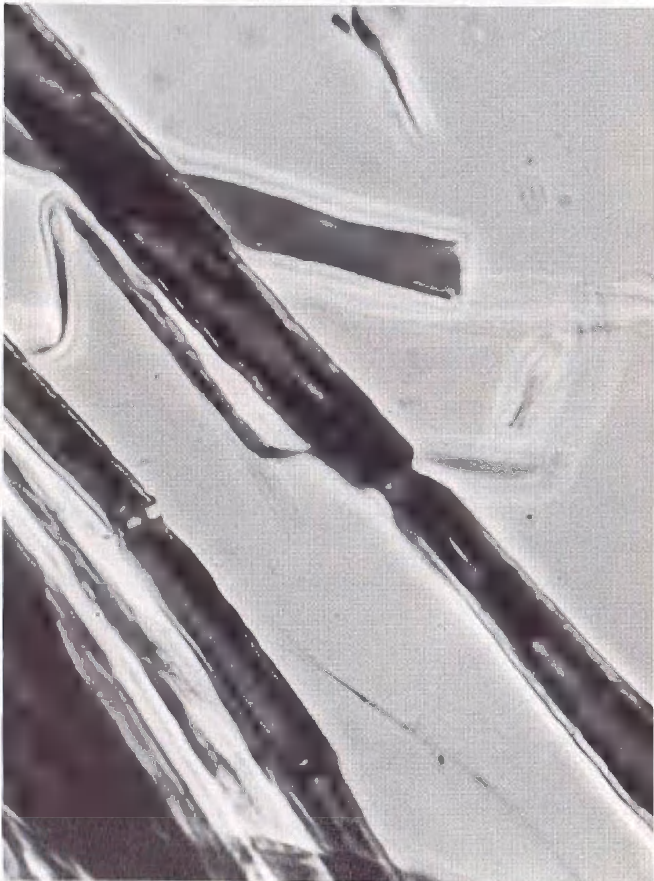


Substance grise d'une corne antérieure de la moelle épinière dissociée et colorée. (x 145)

3

Fibres nerveuses de nerf sciatique dilacéré (Grenouille). (x 600)

4



● Dilacérations de moelle épinière

- Substance grise

- Sur une moelle épinière fraîche, prélevez un petit fragment de substance grise (environ un millimètre cube) dans l'une des cornes antérieures ; placez-le sur une lame de verre, dans une goutte de bleu de méthylène. Au moyen de deux aiguilles, dissociez ce fragment de substance grise aussi complètement que possible. Mettez une lamelle et regardez la préparation au microscope, au faible puis au fort grossissement **3**. En utilisant le fort grossissement, faites un dessin annoté d'une partie convenablement choisie.

- Substance blanche

Utiliser ici une moelle épinière ayant séjourné au moins quelques jours dans une solution de formol à 10 p. 100.

- Prélevez dans la substance blanche un fragment de 2 ou 3 millimètres de longueur. Placez ce fragment sur une lame de verre, dans une goutte d'eau ; « peignez-le », avec une aiguille, dans le sens de la longueur des fibres ; lorsqu'il est bien dilacéré, mettez une lamelle, afin d'étudier la préparation au microscope. Faites un dessin annoté d'une petite partie de la préparation, observée au fort grossissement.

● Comparaison des résultats obtenus

En faisant les observations microscopiques indiquées ci-dessus et les dessins correspondants, identifiez les éléments qui sont les mêmes sur des préparations différentes. Répondez en outre aux questions suivantes : quel type de neurones observez-vous dans les cornes antérieures de la substance grise ? Pourquoi les corps cellulaires des neurones n'apparaissent-ils pas avec la même forme, en général, sur la coupe et sur la dissociation ? Distinguez-vous facilement les dendrites et les axones des divers neurones ? Expliquez.

2 STRUCTURE DES NERFS

● Étude d'une coupe transversale de nerf, fixée et colorée¹

- Regardez une coupe transversale de nerf au faible grossissement du microscope, puis au fort grossissement. Comparez avec la structure de la substance blanche observée sur une coupe transversale de moelle épinière. Faites des dessins annotés de la section du nerf (au faible grossissement) et d'une petite partie de la section (au fort grossissement).

● Dilacération d'un fragment de nerf

- Prenez 2 ou 3 millimètres d'un nerf sciatique de grenouille, frais ou conservé dans le formol, et mettez-le sur une lame, dans une goutte d'eau².

- En le maintenant avec un instrument approprié (pinces fines ou aiguilles), vous pouvez séparer les fibres, en « peignant » le nerf avec une aiguille ou une épingle, dans le sens de la longueur des fibres. Pourquoi les fibres ne se séparent-elles pas dès que vous mettez le nerf dans l'eau ? Pourquoi est-il nécessaire de « peigner » bien à fond si l'on veut observer des fibres nerveuses tout à fait distinctes les unes des autres ?

- Après dilacération, mettez une lamelle et regardez la préparation avec le faible grossissement du microscope ; puis, ayant choisi une partie favorable, regardez au fort grossissement **4**. Trouvez un étranglement de Ranvier. Faites un dessin annoté de quelques fibres. Comparez avec la substance blanche de la moelle épinière dilacérée.

ÉTUDE PRATIQUE DES MUSCLES ET DU TISSU MUSCULAIRE

Pour faire les exercices proposés ci-après utilisez, si besoin est, les renseignements fournis par les pages 41 et 42.

1 ÉTUDE D'UN MUSCLE GASTROCNÉMIEN DE GRENOUILLE

- Détruisez les centres nerveux d'une grenouille (page 72), écorchez complètement les pattes postérieures.

- Recherchez le muscle gastrocnémien du côté postérieur de la jambe (page 88).

Quel est le muscle correspondant chez l'Homme ? Où et de quelle façon le gastrocnémien est-il rattaché à des os ?

Quel est l'aspect du muscle sur sa partie la plus large (ventre du muscle) ? Comment expliquez-vous cet aspect ?

- Une aiguille pénètre-t-elle facilement dans le muscle, ou bien rencontre-t-elle une résistance ? Expliquez. Que faut-il faire pour prélever dans le gastrocnémien un fragment de tissu musculaire ? Dites pourquoi.

- Coupez, avec le scalpel ou les ciseaux, le tendon qui rattache le muscle au talon. Cela fait, comparez le degré de résistance du tissu musculaire, du tendon et de l'enveloppe du muscle (résistance à la traction, à un effort pour les déchirer). Efforcez-vous d'expliquer les ressemblances et les différences que vous observez.

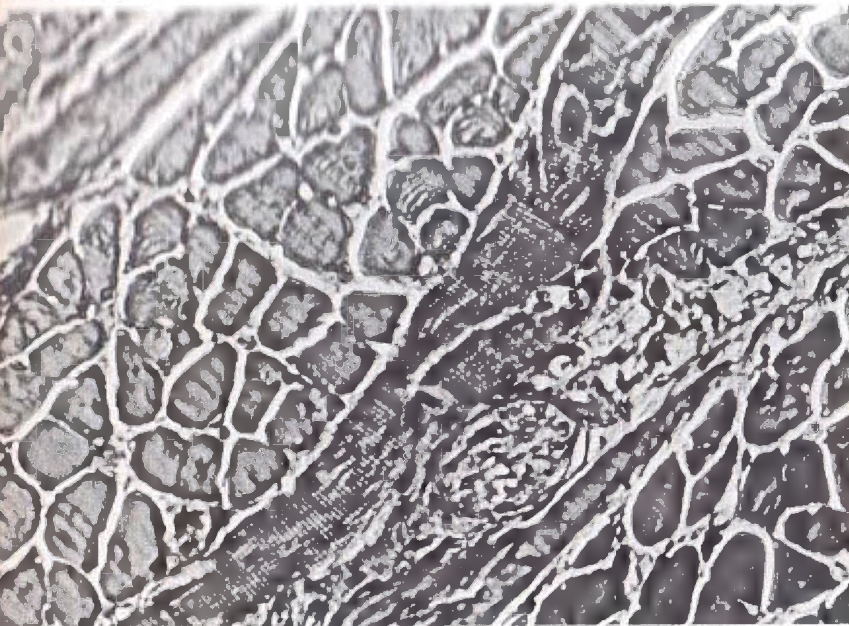
2 ÉTUDE DU TISSU MUSCULAIRE STRIÉ

- Mettez un petit fragment de tissu musculaire du gastrocnémien sur une lame, dans une goutte d'eau. Avec deux épingles, dissociez-le aussi complètement que possible ; vous séparez ainsi des filaments : les *fibres musculaires*. Mettez une lamelle

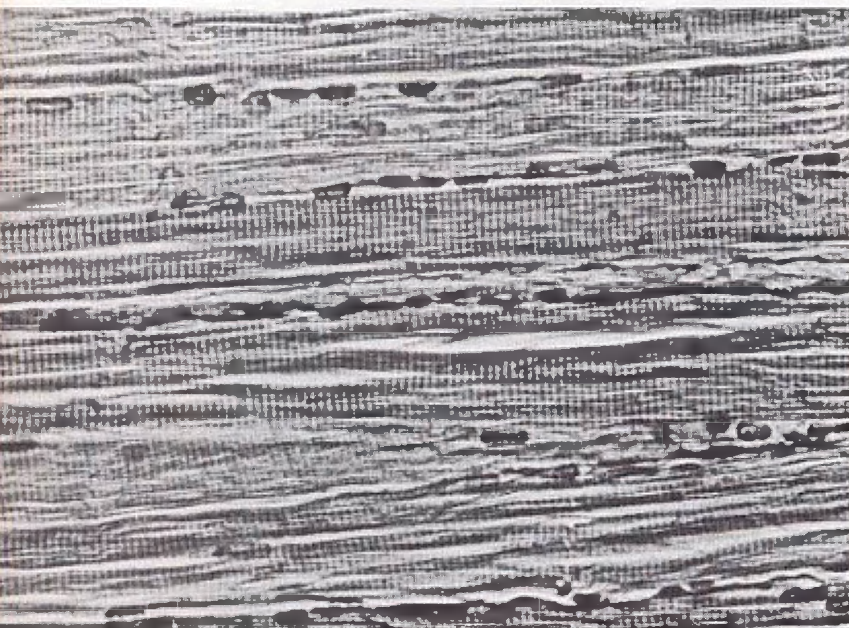
1. Préparation du commerce.

2. Pour la recherche du nerf sciatique chez la Grenouille, voir page 36, fig. 9.

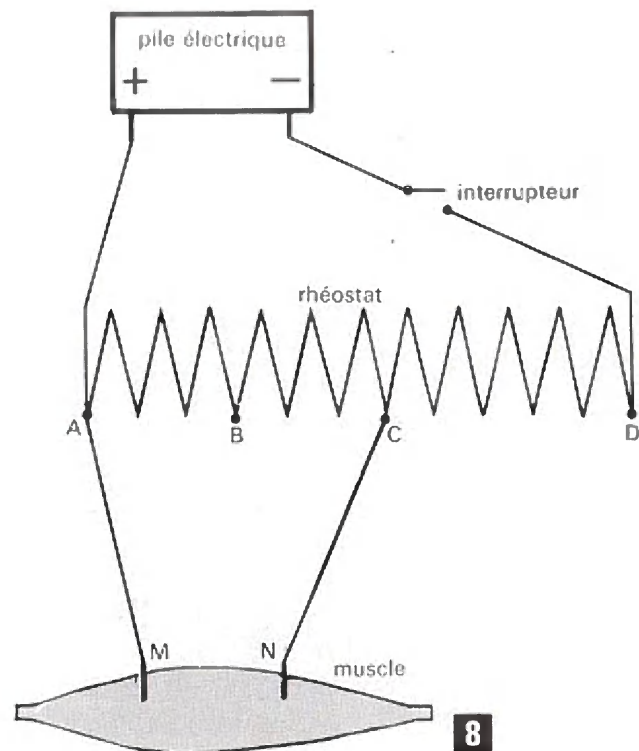
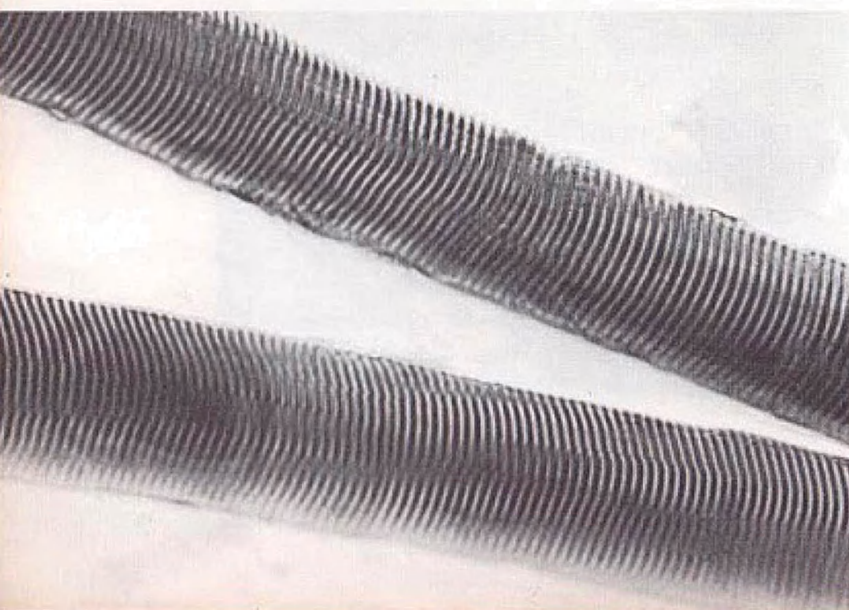
5 Coupe transversale de muscle strié. (x 350)



6 Coupe longitudinale de muscle strié. (x 350)



7 Fibres musculaires striées de Bœuf. (x 540)



étudiez la préparation au microscope, successivement au faible et au fort grossissements. Faites, avec le fort grossissement, un dessin annoté de quelques fibres. Pourquoi les appelle-t-on *fibres striées* ?

- Dissociez un petit fragment de tissu musculaire du gastrocnémien dans une goutte de vert de méthyle acétique. Étudiez cette préparation. Faites un dessin annoté de quelques fibres, en employant le fort grossissement du microscope.

- Étudiez, sur une préparation microscopique du commerce, un fragment de coupe transversale **5** et un fragment de coupe longitudinale **6** de muscle, fixées et colorées. Faites, en utilisant le fort grossissement du microscope, un dessin annoté de chacune d'elles.

- Prenez un fragment de viande bouillie, par exemple de bœuf. Pourquoi la viande bouillie se divise-t-elle en filaments ? Pourquoi n'en est-il pas de même avec de la viande crue ?

- Placez un de ces filaments sur une lame de verre dans une goutte d'eau ; dissociez-le à fond en vous servant de deux épingles. Que séparez-vous ? Mettez une lamelle sur les éléments ainsi séparés, et étudiez-les au microscope **7**. Comparez avec l'observation semblable (voir au début de ce paragraphe) faite sur le gastrocnémien de Grenouille. Expliquez.

ÉTUDE PRATIQUE
DES PRINCIPALES PROPRIÉTÉS
DES MUSCLES ET DU TISSU NERVEUX

Pour comprendre les résultats des expériences décrites ci-après et répondre aux questions posées, aidez-vous des pages 42 à 46.

Animal et matériel utilisés

L'animal est une grenouille dont les centres nerveux ont été détruits selon le procédé indiqué page 72, et dont la peau a été complètement enlevée sur les deux pattes postérieures.

On relie deux fils électriques aux pôles d'une pile de lampe de poche. Les extrémités libres des deux fils sont dénudées et, bien entendu, ne doivent pas se toucher; on peut les fixer sur un support isolant : le support et les extrémités dénudées des fils constituent un *excitateur*.

1 PROPRIÉTÉS DES MUSCLES

1^{re} série d'expériences

- Sur l'une des pattes postérieures, coupez le tendon qui rattache le muscle gastrocnémien au talon. Tirez légèrement sur le tendon, lâchez-le ensuite; quelles modifications le muscle subit-il?

- Touchez le muscle avec les deux fils de l'excitateur, reliés à la pile. Le muscle réagit-il? Quelles modifications subit-il? Écartez alors l'un des fils du muscle, de façon à supprimer le contact. Que fait le muscle?

Quelles sont les propriétés du muscle mises en évidence par ces diverses expériences?

2^e série d'expériences

- Posez la grenouille sur une surface glissante (par exemple, un morceau de vitre

mouillé). Sur la patte postérieure qui n'a pas encore été utilisée, touchez le gastrocnémien avec les deux fils de l'excitateur; il se produit une extension du pied. Touchez alors avec les deux fils les muscles antérieurs de la jambe (à l'opposé du gastrocnémien) : il se produit une flexion du pied. Observez la modification subie par le gastrocnémien lorsque le pied fléchit.

Quelles propriétés du muscle se manifestent dans ces nouvelles expériences? Quels sont les rôles respectifs des muscles de la face antérieure et de la face postérieure de la jambe? Pourquoi ces muscles sont-ils dits *antagonistes*?

3^e série d'expériences

- Sur l'une des deux pattes postérieures, ouvrez largement l'enveloppe conjonctive du gastrocnémien, de façon à mettre à nu les fibres de ce muscle. Piquez légèrement les deux gastrocnémiens, ou déposez sur chacun d'eux une goutte d'acide chlorhydrique dilué, ou une goutte d'eau tiède (40° environ) : vous voyez des contractions se produire dans le muscle dont l'enveloppe conjonctive a été déchirée, tandis qu'il ne se produit pas de contraction dans l'autre gastrocnémien. Expliquez cette différence. Si, au lieu des excitants précédents, vous faites agir le courant électrique, les deux muscles se contractent dans leur ensemble. Pourquoi?

4^e série d'expériences

On réalise le circuit électrique représenté par le schéma 8. Les fils M et N, dénudés, sont en contact avec le muscle gastrocnémien. Si le contact mobile C est entre D et B, des contractions sont visibles dans le muscle chaque fois que l'on ferme le circuit au moyen de l'interrupteur. Si, au contraire, le contact mobile est entre A et B, les fermetures du circuit sont sans effet sur le muscle. Expliquez.

extension

flexion

2 PROPRIÉTÉS DES NERFS

- Recherchez le nerf sciatique dans chacune des deux cuisses de la grenouille précédente (ou d'une autre, préparée de la même façon). Pour cela, posez la grenouille à plat, le dos en haut; écartez les masses musculaires de la cuisse, comme il est indiqué sur la figure 9 : le nerf sciatique apparaît alors, comme un fil blanchâtre de 1 à 2 millimètres d'épaisseur environ, à côté d'un fil noir plus fin (qui est une veine).

- Pincez ou piquez légèrement le nerf sciatique; observez en même temps le muscle gastrocnémien, et les mouvements du pied. Au moyen de pinces fines ou d'un

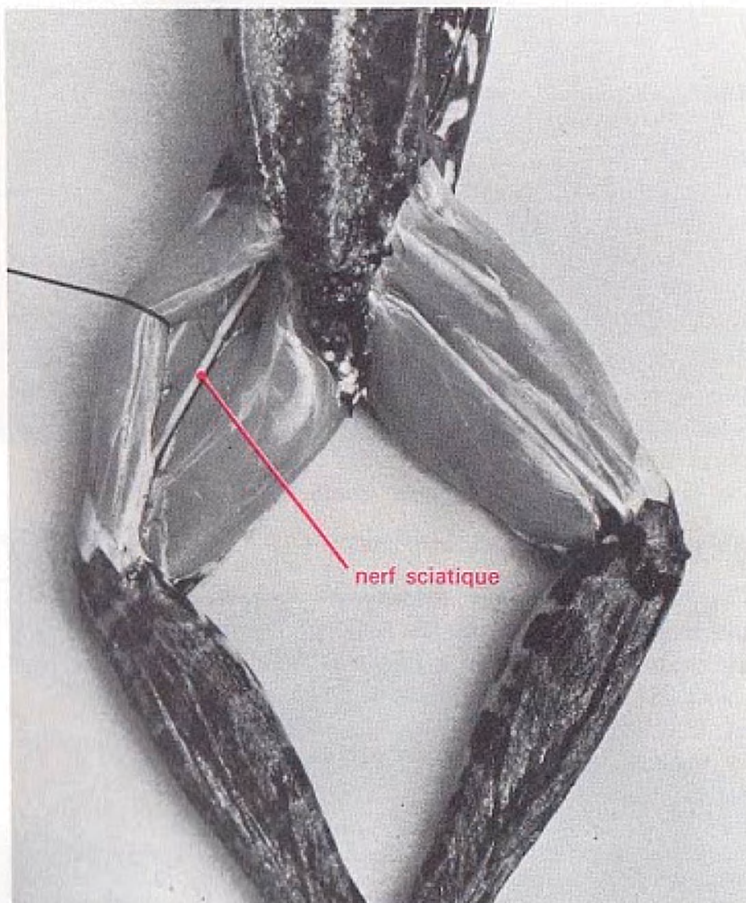
fil passé sous le sciatique, soulevez le nerf pour l'écarter des muscles de la cuisse, puis touchez-le avec les deux fils de l'excitateur reliés à la pile. Qu'observez-vous en regardant le gastrocnémien ?

Quelles propriétés avez-vous mises en évidence par ces expériences sur le nerf sciatique? Pouvez-vous dire pourquoi le courant électrique, d'une part, le pincement et la piqûre, d'autre part, n'ont pas le même effet? Quel rôle du sciatique apparaît ici? Quel lien voyez-vous entre les propriétés du nerf sciatique et celles du muscle gastrocnémien? Pourquoi, dans la dernière expérience, faut-il écarter le nerf des muscles de la cuisse ?

- A mi-longueur de la cuisse, nouez un fil fin autour du nerf sciatique de l'une des pattes, sans serrer le nœud. Pincez le nerf d'un côté du nœud, puis de l'autre côté : vous observez des contractions dans les muscles de la jambe. Touchez le nerf avec les deux fils de l'excitateur, d'un côté du nœud, puis de l'autre côté; regardez le gastrocnémien. Serrez maintenant le nœud autour du sciatique; pincez le nerf, et touchez-le avec les deux fils de l'excitateur, successivement de part et d'autre de la ligature. Qu'observez-vous dans chaque cas? Concluez.

- Sur l'autre patte, entourez le sciatique, pendant quelques secondes, avec un filament de coton imbibé d'éther; après avoir ôté le coton, pincez légèrement le sciatique entre le genou et le point touché par le coton : vous voyez alors des contractions dans les muscles de la jambe. Si vous pincez le nerf de l'autre côté du point touché par l'éther, rien ne se produit dans ces muscles. Attendez quelques minutes, pincez alors le sciatique en un point quelconque; vous observez des contractions musculaires dans la jambe. Concluez.

9



Le tissu nerveux est essentiellement formé de cellules appelées *neurones*. Les neurones sont des cellules de forme très particulière, et dont les dimensions sont parfois exceptionnelles, si on les compare avec celles d'autres cellules du corps.

1 ÉTUDE DES NEURONES

● Les diverses parties d'un neurone et leur structure

Un neurone **10** comprend : un *corps cellulaire*, contenant le noyau; des prolongements fins et ramifiés, les *dendrites*; un prolongement peu ramifié et souvent très long, l'*axone*. Le corps cellulaire a, en général, quelques microns ou quelques dizaines de microns de diamètre. Il est cependant des corps cellulaires plus volumineux; ceux qui se trouvent dans les cornes antérieures de la substance grise de la moelle épinière atteignent 150 microns. L'axone a 1 ou quelques microns de diamètre, et sa longueur, qui varie selon les types de neurones, peut atteindre et dépasser 1 mètre; il peut présenter, de place en place, des ramifications perpendiculaires à l'axone, les *collatérales*; enfin l'axone lui-même, et chaque collatérale, se terminent par un ensemble de ramifications appelé *arborisation terminale*. Les dendrites sont aussi fines que l'axone; leur disposition varie selon les types de neurones.

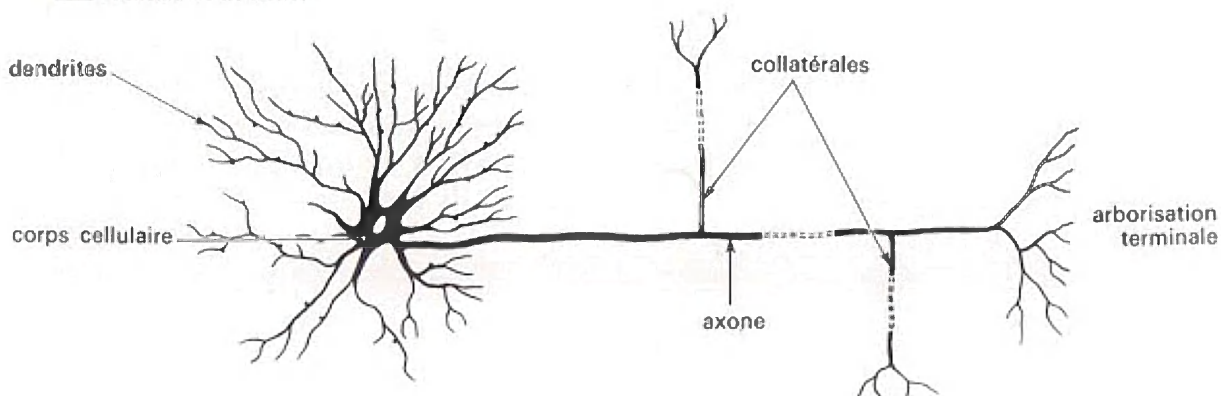
Le corps cellulaire contient, outre le noyau, des granulations irrégulières et très colorables, appelées *corps de Nissl*, et des filaments très fins, les *neurofibrilles*, qui se prolongent dans les dendrites et l'axone. Corps de Nissl et neurofibrilles ne sont visibles que dans des cellules fixées et colorées (par des méthodes d'ailleurs différentes).

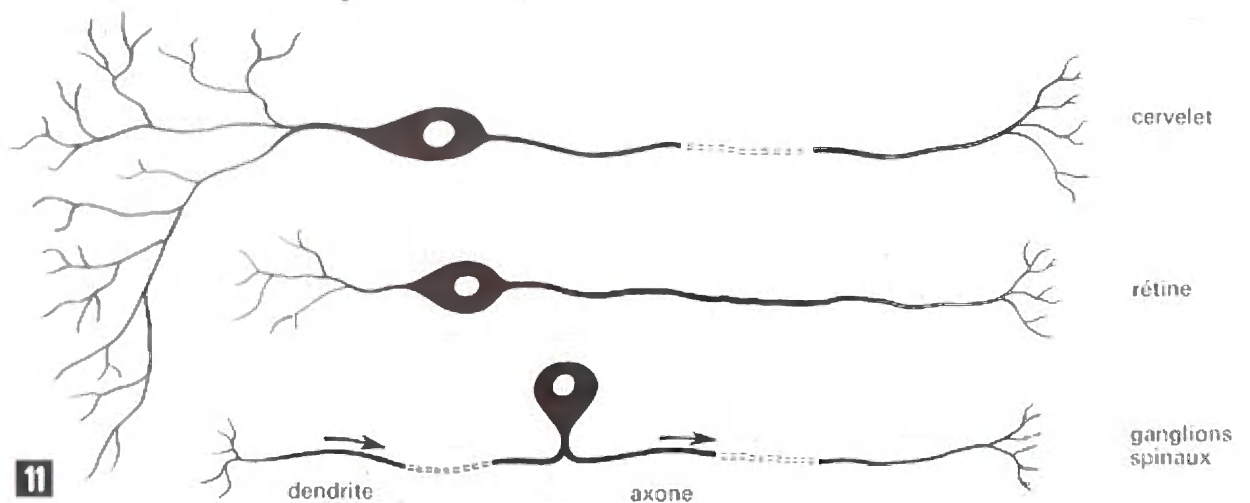
● Diverses sortes de neurones

On peut distinguer plusieurs sortes de neurones, d'après leur forme et la disposition de leurs dendrites.

Les neurones *multipolaires*, tels que celui de la figure **10**, ont de nombreuses dendrites; à cette catégorie appartiennent les neurones, déjà cités, dont les corps cellulaires se trouvent dans les cornes grises antérieures de la moelle épinière.

10 Schéma de neurone.





Les neurones *bipolaires* ont deux prolongements seulement, axone et dendrite, celle-ci pouvant être ou non ramifiée; il s'en trouve dans la rétine et le cervelet **11**.

Les neurones *unipolaires* sont ceux, appelés aussi *neurones en T*, des ganglions spinaux (voir figures, page 79); ils ont deux prolongements d'aspect semblable qui sont confondus sur une partie de leur longueur; d'après le sens de propagation des excitations sur ces prolongements (voir page 46), on admet que l'un est l'axone, l'autre une dendrite **11**.

Les descriptions qui précèdent, et l'examen des figures indiquées dans le texte, permettent de comprendre aisément le sens des termes multipolaire, bipolaire, unipolaire.

2 STRUCTURE DU TISSU NERVEUX

• Structure des nerfs et de la substance blanche.

Fibres nerveuses

Les nerfs et la substance blanche ont une structure semblable; ils sont formés de filaments appelés *fibres nerveuses*, que l'on peut mettre en évidence en les dilacérant et en les regardant ensuite au microscope.

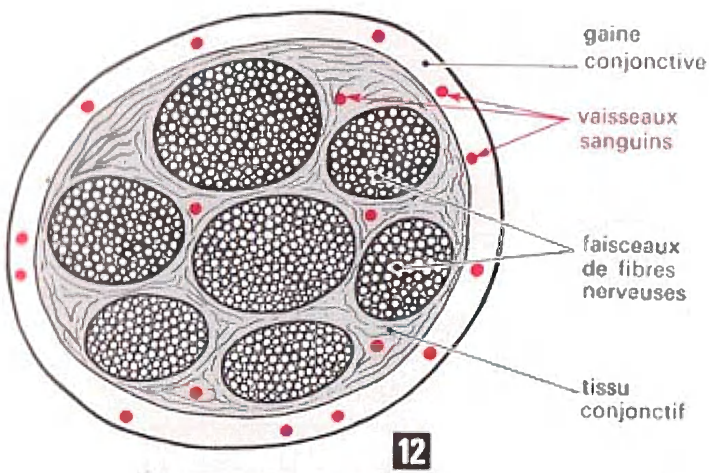
Un nerf contient, dans une enveloppe conjonctive (c'est-à-dire faite de tissu conjonctif) résistante, des faisceaux de fibres nerveuses. Chaque faisceau est lui-même entouré d'une gaine conjonctive; entre les faisceaux se trouve du tissu conjonctif lâche, contenant des vaisseaux sanguins **12**.

A l'exception des nerfs orthosympathiques, les nerfs sont blancs parce qu'ils sont formés de *fibres blanches*. Chacune de ces fibres contient un filament axial, le *cylindraxe* (qui est généralement l'axone d'un neurone), entouré par un manchon blanc, la *gaine de myéline* (de 5 à 10 microns d'épaisseur), elle-même recouverte par une pellicule de cytoplasme contenant des noyaux, la *gaine de Schwann* (épaisseur : 1/2 micron) **13**.

Le cylindraxe étant du cytoplasme se colore par les colorants habituels des cellules. La myéline est une substance de nature lipidique. La gaine de myéline est interrompue de place en place par les *étranglements annulaires* ou *étranglements de Ranvier*, qui sont séparés par des intervalles de quelques millimètres.

Les nerfs orthosympathiques sont gris parce qu'ils sont formés de fibres sans myéline ou *fibres grises* (cylindraxe seulement recouvert par la gaine de Schwann). Des fibres grises existent aussi, dispersées parmi les fibres à myéline, dans les nerfs blancs.

La substance blanche de l'axe cérébro-spinal est formée par des fibres blanches sans gaine de Schwann.



Structure d'une fibre blanche.

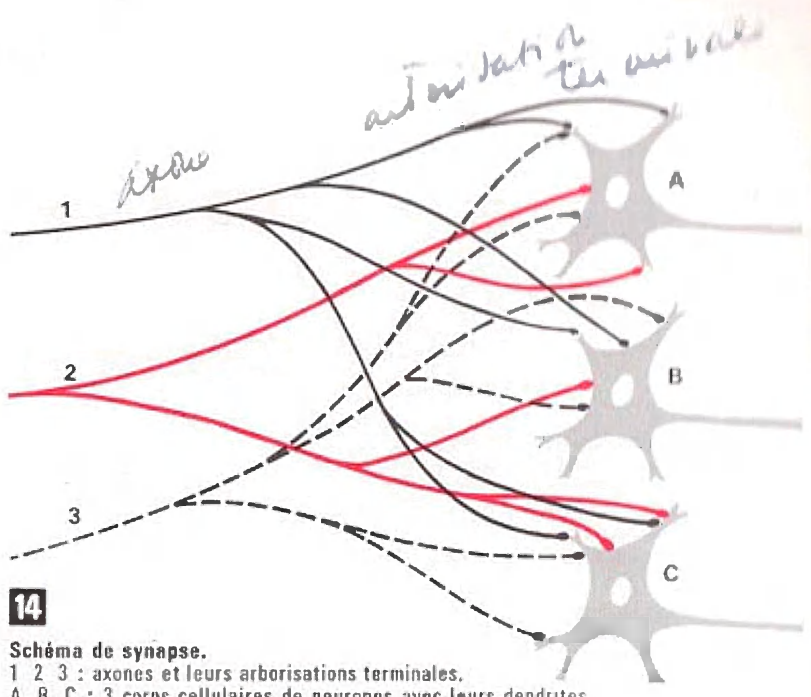


Schéma de synapse.
1 2 3 : axones et leurs arborisations terminales.
A B C : 3 corps cellulaires de neurones avec leurs dendrites.

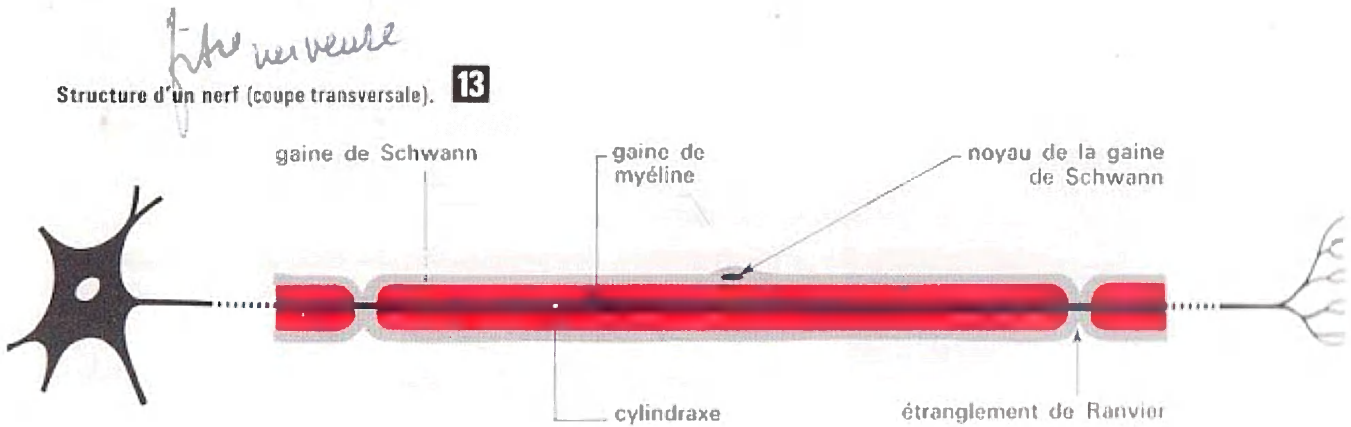
● Structure de la substance grise. Synapses

La substance grise de l'axe cérébro-spinal contient des corps cellulaires de neurones, les dendrites qui s'y rattachent, des portions d'axones non entourées de gaines. Certains neurones, dont l'axone est court, sont entièrement contenus dans la substance grise (figures 13 et 14, page 79). Souvent, le début de l'axone, seul, se trouve dans la substance grise; l'axone ne s'entoure de myéline que dans la substance blanche ou dans le nerf qui le contient (mêmes figures).

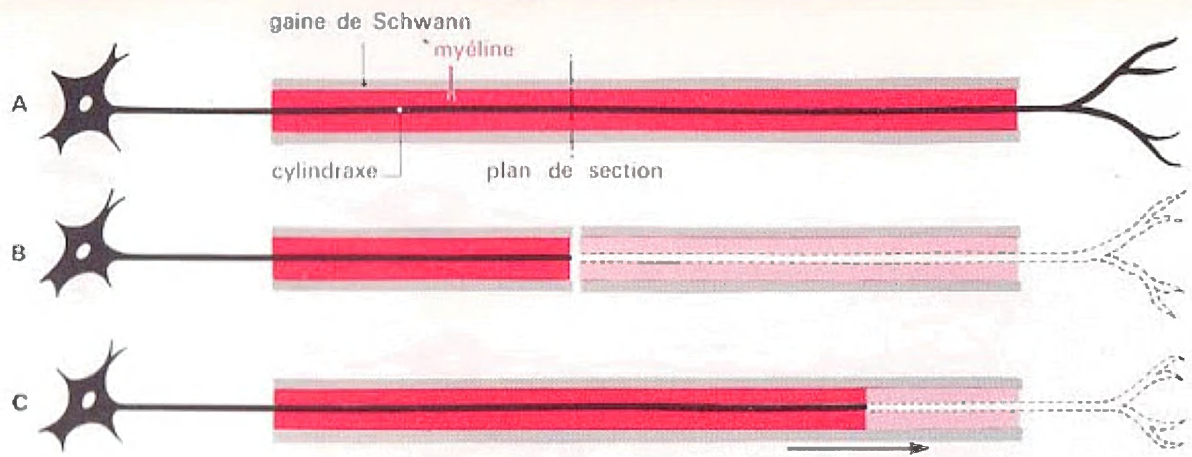
L'arborisation terminale d'un axone, dans la substance grise, est en relation avec les corps cellulaires et les dendrites de plusieurs neurones; inversement, le corps cellulaire et les dendrites d'un neurone sont en contact avec les arborisations terminales de plusieurs axones 14. On appelle *synapses* ces dispositifs établissant des relations entre neurones. Comme les dendrites et les arborisations terminales sont, en général, abondamment ramifiées, la substance grise est constituée par un enchevêtrement inextricable de filaments appartenant à de nombreux neurones.

● Structure des ganglions

Les ganglions sont des renflements portés par les nerfs; ils contiennent des corps cellulaires de neurones. Exemples : ganglions spinaux des nerfs rachidiens (figures page 79); ganglions du système orthosympathique (figure 8, page 23).



Structure d'un nerf (coupe transversale).



16 Dégénérescence wallérienne.
A Structure de la fibre nerveuse avant section
B Dégénérescence
C Régénération

3 MÉTHODES D'ÉTUDE DU TISSU NERVEUX ET DES NEURONES

Le système nerveux de l'Homme comprend environ quinze milliards de neurones. Ce nombre est atteint dans l'embryon, plusieurs mois avant la naissance, et les neurones, par la suite, ne peuvent plus se multiplier.

L'écorce cérébrale contient environ 50 000 corps cellulaires de neurones par mm². Ce chiffre donne une idée de la densité des corps cellulaires dans la substance grise; pensez aussi à l'enchevêtrement dont nous avons parlé plus haut à propos des synapses, et vous comprendrez que le système nerveux ait une structure très difficile à comprendre dans ses détails. Il a été possible de déchiffrer cette structure grâce à plusieurs méthodes, employées patiemment et méthodiquement : celle qui utilise l'imprégnation argentique, celle de la dégénérescence wallérienne, et, enfin, la méthode électrophysiologique.

● Imprégnation argentique

Après fixation par un procédé convenable, le cytoplasme des neurones réduit le nitrate d'argent, et il se fait dans la cellule nerveuse un dépôt d'argent colloïdal, qui apparaît en noir sur les coupes; les contours et les limites des neurones sont ainsi bien marqués **15**.

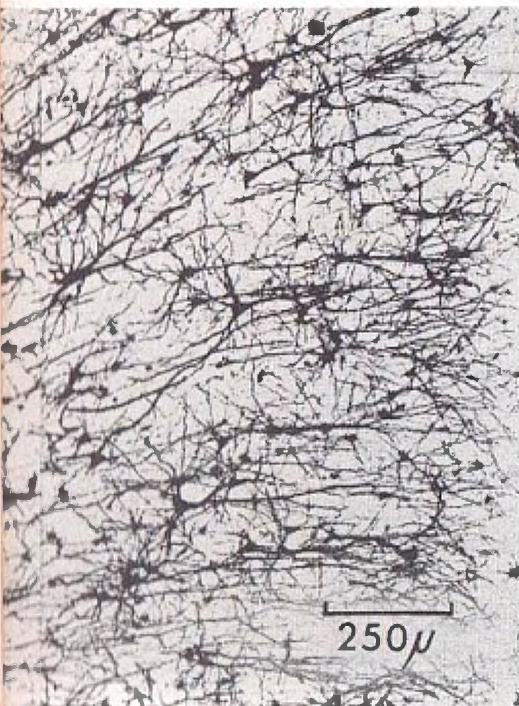
● Dégénérescence wallérienne

Lorsqu'on coupe une fibre nerveuse, le cylindraxe dégénère — ainsi que la myéline — dans la partie qui est séparée du corps cellulaire **16** : telle est la dégénérescence dite wallérienne, du nom du biologiste anglais Waller (1816-1870) qui l'a découverte¹. Cette dégénérescence se produit en quelques jours. La partie de la fibre qui se trouve du côté du corps cellulaire reste intacte et reprend par la suite, en s'allongeant, la place de la partie disparue. La dégénérescence wallérienne permet de savoir à quels corps cellulaires se rattachent les cylindraxes contenus dans les fibres d'un nerf ou d'une partie de la substance blanche.

● Électrophysiologie

Étude de la propagation des excitations dans le système nerveux au moyen de l'oscillographe cathodique.

1. La section d'un cylindraxe, suivie de la dégénérescence wallérienne, est un cas particulier de *mérotomie* (voir p. 185).



15 Fragment de coupe d'écorce cérébrale.

1 MUSCLES STRIÉS

• Forme

Beaucoup de muscles striés sont en forme de fuseau, avec une partie renflée (le *ventre*) aux extrémités de laquelle se trouvent deux cordons solides (les *tendons*) fixés sur des os ; certains muscles sont en forme de lame aplatie, quelques-uns en anneau.

• Structure

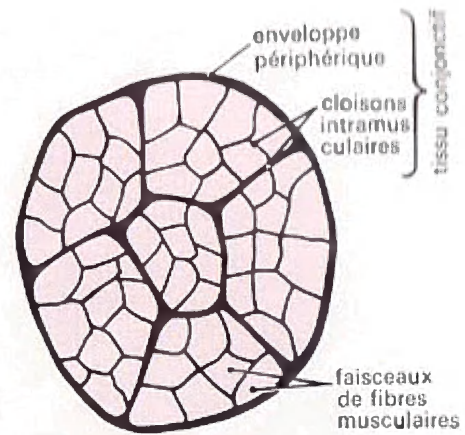
Un muscle strié est entouré par une membrane conjonctive, résistante, qui est en continuité avec les tendons ; de cette membrane partent des cloisons, bien visibles sur une coupe transversale du ventre du muscle 17 . Le tissu musculaire occupe les espaces délimités par les cloisons ; il est formé de fibres musculaires groupées en faisceaux de telle façon que l'amplitude de contraction du muscle soit beaucoup plus grande que celle des fibres isolées.

Une fibre musculaire striée est une cellule d'un type particulier, ayant plusieurs cm de longueur, et environ 100 μ d'épaisseur (fig. 7 . p. 34). Elle possède 18 une membrane, sous laquelle se trouvent des noyaux, dans une mince couche de cytoplasme homogène. A l'intérieur de la fibre, on voit dans le cytoplasme de nombreuses fibrilles ; chaque fibrille présente une alternance de parties sombres et claires, appelées *disques sombres* et *disques clairs*. Les disques clairs sont traversés par une fine ligne sombre, les disques sombres par une ligne claire ; 2 la ligne sombre est continue au travers de la fibre, et se rattache à la membrane périphérique. Les disques sombres et les disques clairs des diverses fibrilles sont au même niveau, ce qui est à l'origine de la striation transversale caractéristique des fibres striées. Entre les fibrilles, le cytoplasme est homogène. Le microscope électronique permet de mieux comprendre la structure fine des fibres musculaires

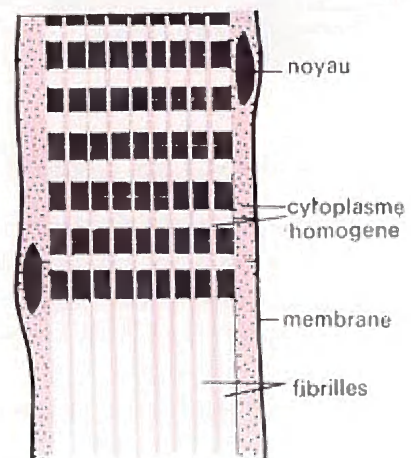
19 .

Les fibres musculaires striées contiennent presque toujours, comme les globules rouges du sang, beaucoup d'hémoglobine, d'où la couleur généralement rouge des muscles striés.

Un muscle reçoit des vaisseaux sanguins abondamment ramifiés en capillaires, et un nerf ; dans chaque fibre musculaire se termine une fibre nerveuse.

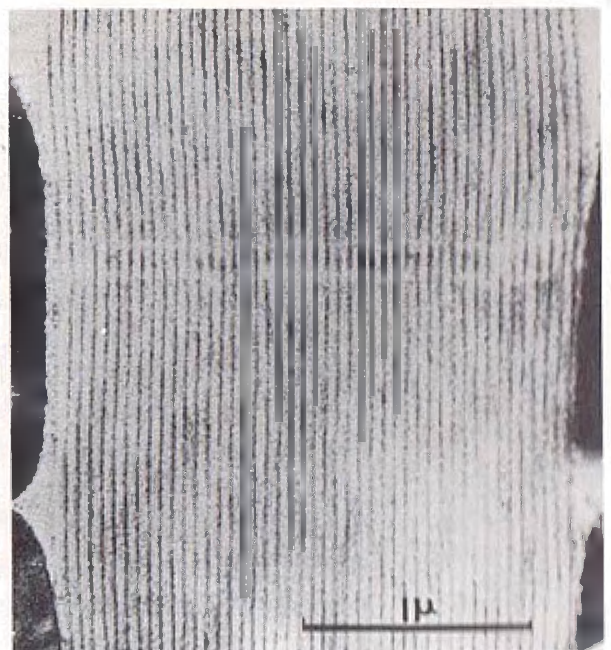


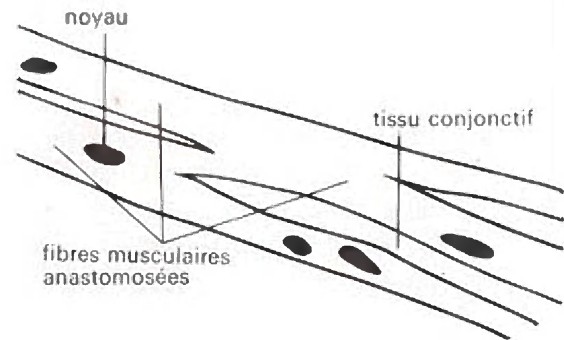
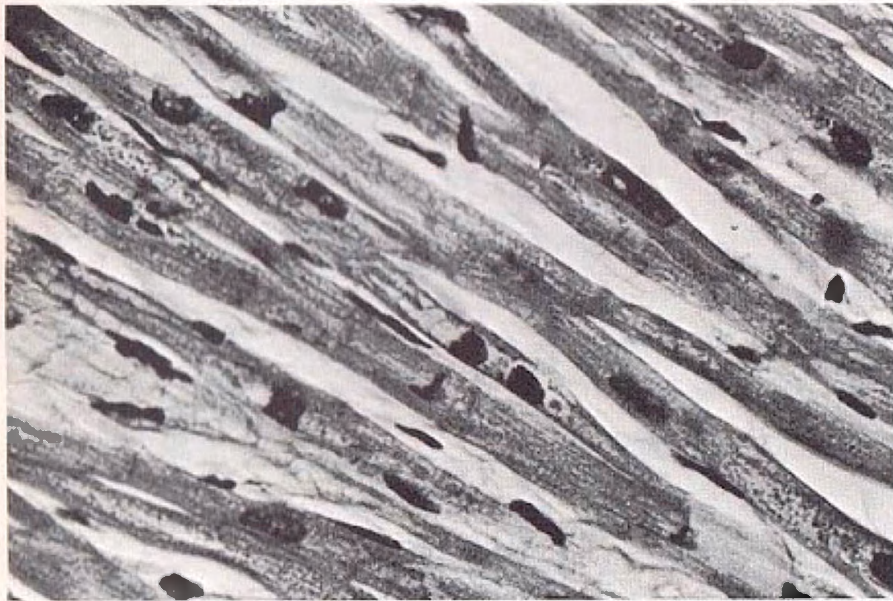
17 Coupe transversale d'un muscle strié (schéma).



18 Structure d'une fibre musculaire striée.

19 Portion de fibrille dans une fibre musculaire striée (microscopie électronique ; x 23 000). Le cytoplasme d'une fibrille contient de nombreux filaments longitudinaux. Les masses apparaissant en noir, de chaque côté, sont des mitochondries qui se trouvent entre les fibrilles.





20 Structure du myocarde. (x 500)

2 MUSCLES LISSES

Les muscles lisses sont formés de fibres beaucoup plus petites que les fibres striées, avec un seul noyau et sans striation transversale (d'où leur nom de fibres lisses). Ces fibres contiennent peu d'hémoglobine; c'est pourquoi les muscles lisses sont blancs.

3 MUSCLE CARDIAQUE (OU MYOCARDE)

Le *myocarde* (page 17) est formé de fibres striées, rouges; les noyaux sont placés au milieu des fibres **20**. Toutes les fibres sont reliées les unes aux autres et le cytoplasme est ainsi en continuité dans la masse entière du myocarde: on dit que les fibres musculaires cardiaques sont *anastomosées*. Dans les espaces qui séparent les fibres musculaires se trouve un tissu conjonctif contenant des vaisseaux sanguins (les vaisseaux nourriciers du cœur) et des filets nerveux.

PRINCIPALES PROPRIÉTÉS DES MUSCLES ET DU TISSU NERVEUX

1 PROPRIÉTÉS DES MUSCLES

● Extensibilité et élasticité

Si l'on tire légèrement sur une extrémité d'un muscle (l'autre extrémité étant maintenue fixe), le muscle s'allonge : il est *extensible*. Lorsqu'on cesse de tirer, le muscle se raccourcit et, si la traction n'a pas été trop forte, il reprend sa longueur primitive : le muscle est *élastique*. Ces deux propriétés se rencontrent en dehors des êtres vivants (caoutchouc).

● Excitabilité et contractilité

Sous l'action d'un courant électrique, la forme d'un muscle se modifie; si l'une des extrémités est libre, le muscle diminue de longueur en augmentant d'épaisseur : il se contracte. On dit encore qu'un muscle est *contractile*.

Si l'on pique un muscle, ou si l'on dépose sur ce muscle, après avoir déchiré son enveloppe conjonctive, une goutte d'acide dilué ou une goutte d'eau tiède (à 40° environ), on voit une partie des fibres du muscle se contracter. Les fibres musculaires se contractent sous l'action de divers agents physiques (électricité, variation brusque de température), mécaniques (piqûre, pincement), chimiques (acides); on dit qu'elles sont sensibles à ces diverses actions et qu'elles réagissent (leur réaction étant une contraction); on dit encore que les fibres musculaires sont *excitables*, et la propriété qu'elles manifestent ainsi est l'*excitabilité*. Une action capable de provoquer une réaction s'appelle une *excitation*, et les divers agents qui produisent des excitations sont des *excitants*. Les excitants cités jusqu'à présent sont des excitants artificiels des muscles; dans l'organisme, c'est de son nerf moteur qu'un muscle reçoit des excitations, excitations naturelles (ou physiologiques) dont le mécanisme sera indiqué plus loin.

2 PROPRIÉTÉS DU TISSU NERVEUX

● Excitabilité et conductibilité

Lorsqu'on pique ou lorsqu'on pince le nerf qui se termine dans un muscle, ou lorsqu'on fait agir sur ce nerf un courant électrique, le muscle se contracte; il reçoit donc une excitation par l'intermédiaire de son nerf (appelé *nerf moteur* du muscle considéré). En d'autres termes, le nerf réagit lorsqu'on le pince ou lorsqu'on le soumet à l'action d'un courant électrique; il est donc excitable et sa réaction est de conduire l'excitation jusqu'au muscle. *Excitabilité* et *conductibilité* sont les propriétés des nerfs. Le phénomène de propagation des excitations dans le système nerveux est appelé *influx nerveux*. Sa vitesse, variable selon les nerfs, est de quelques dizaines de mètres par seconde.

La conduction de l'excitation par un nerf est interrompue, non seulement par une section du nerf, mais encore par une ligature, ou par l'action de certaines substances dites *anesthésiques* (par exemple éther, chloroforme). Les diverses fibres d'un nerf sont fonctionnellement indépendantes les unes des autres : lorsqu'une fibre d'un nerf a été soumise à une excitation, elle seule conduit l'excitation, et les autres fibres du nerf restent au repos.

● Dispersion des excitations

L'étude des réflexes (voir chapitre 5) nous montrera que le système nerveux ne fait pas que transmettre les excitations, il en assure aussi la dispersion, par exemple vers plusieurs muscles, dispersion d'ailleurs toujours ordonnée et organisée. Cette propriété appartient aux centres nerveux, alors que les nerfs sont seulement conducteurs des excitations (centres et nerfs étant les uns et les autres excitables).

3 ÉTUDE DES PROPRIÉTÉS COMMUNES AUX NERFS ET AUX MUSCLES

● Excitabilité

La propriété d'excitabilité est commune aux nerfs et aux muscles, mais la réaction n'est pas la même : un muscle se contracte, un nerf conduit l'excitation. Les excitants des nerfs et des muscles sont les mêmes : excitants physiques, mécaniques et chimiques. C'est avec l'électricité que les conditions d'action d'un excitant peuvent le mieux être étudiées.

✱ Si le courant électrique (courant continu) passe pendant une seconde ou plus longtemps, l'excitation, en général, ne se produit qu'au moment où le courant commence de passer (fermeture du circuit) et au moment où il cesse (ouverture du circuit) (voir expériences page 35). ✱ Plus généralement, une excitation se produit lors d'une variation d'intensité du courant, à condition que cette variation d'intensité soit suffisamment brusque, et atteigne au moins une certaine valeur, appelée *seuil d'excitation*. La valeur du seuil d'excitation, dans les conditions définies ci-dessus (courant continu, passant pendant un temps suffisamment long — une seconde est ici un temps très long), ne dépend pas de la durée du passage du courant; elle est mesurée par l'ordonnée de la partie horizontale de la courbe 21 et nommée *rhéobase*. Avec des interrupteurs particulièrement précis, il est possible de produire des courants très brefs, durant 1/100, 1/1000 ou 1/10 000 de seconde, par exemple. Lorsqu'on utilise des courants de durée très brève, on constate que le seuil d'excitation est d'autant plus élevé que la durée de passage du courant est plus courte. La courbe 21, qui représente la variation du seuil d'excitation en fonction de la durée de passage du courant, s'appelle *courbe intensité-durée*. Tout en conservant la même forme générale, cette courbe n'est pas exactement la même pour tous les muscles et tous les nerfs; en particulier, l'examen d'une courbe intensité-durée permet de reconnaître si le muscle ou le nerf auquel se rapporte cette courbe a une excitabilité forte ou faible.

D'après la courbe intensité-durée, il est possible de définir, pour chaque muscle et pour chaque nerf, une grandeur caractéristique appelée *chronaxie*¹ qui est, en quelque sorte, la mesure de son excitabilité. On pensait, il y a une trentaine d'années, que les valeurs des chronaxies permettaient d'expliquer facilement certains aspects du fonctionnement du système nerveux; cette explication n'est plus admise aujourd'hui.

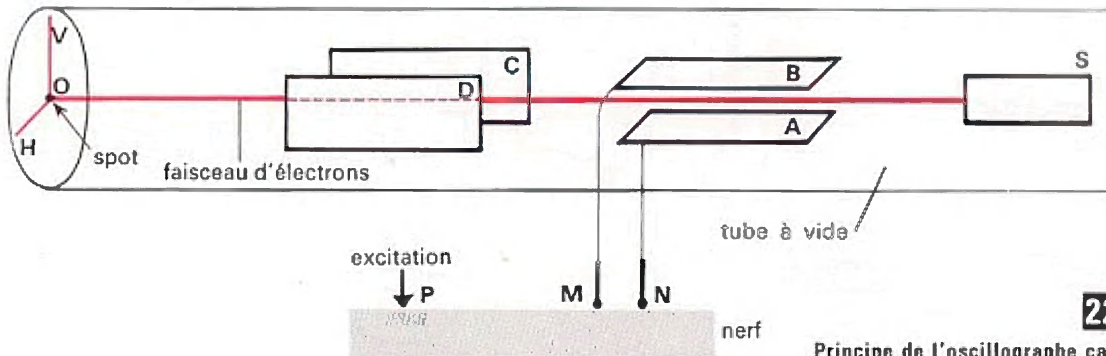
● Potentiels de repos et potentiels d'action

Ces phénomènes électriques sont l'expression d'une propriété commune aux neurones et aux fibres musculaires. Nous les étudierons d'abord dans le cas des cellules nerveuses et des nerfs, puis dans le cas des fibres musculaires et des muscles.

- Méthode d'étude

On utilise généralement l'appareil appelé *oscillographe* (ou *oscilloscope*) *cathodique*, dont le principe est décrit ci-après 22. Un fin faisceau d'électrons frappe un écran contenant une substance fluorescente, et produit sur cet écran une tache lumineuse appelée *spot*. Ce faisceau d'électrons peut être dévié verticalement si une différence de potentiel est appliquée entre les deux plaques A et B; cette déviation et le déplacement du spot sur l'écran sont proportionnels à la différence de potentiel. En même temps, le faisceau peut être dévié horizontalement par une différence de potentiel variable avec le temps (de façon déterminée) que l'on applique entre les plaques C et D. Ainsi, le spot décrit une courbe qui représente la variation, en fonction du temps, de la différence de potentiel existant entre les plaques A et B.

1. Définition de la chronaxie : la chronaxie est le temps minimum pendant lequel doit passer, pour produire une excitation, un courant d'intensité double de la rhéobase.



22

Principe de l'oscilloscope cathodique.

S. source d'électrons. E. écran fluorescent, vu en perspective. Plaques A et B, C et D : voir le texte. OV, déplacement vertical du spot - OH, déplacement horizontal du spot.

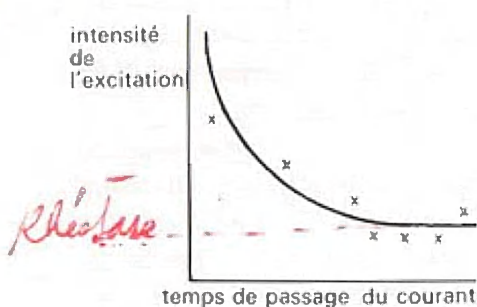
- Polarisation de la membrane d'un neurone au repos

Deux fines électrodes sont reliées à un millivoltmètre; après avoir dilacéré un nerf, et au moyen d'un appareil de micromanipulation, on place l'une de ces électrodes sur une fibre nerveuse, tandis que l'on enfonce l'autre à l'intérieur de la fibre; au moment où cette électrode (appelée microélectrode, car elle doit avoir moins d'un micron de diamètre) pénètre dans le cytoplasme de l'axone, l'aiguille du voltmètre dévie; elle indique l'existence d'une différence de potentiel entre la surface extérieure et l'intérieur de l'axone, l'extérieur étant positif par rapport à l'intérieur 23. La valeur de cette différence de potentiel, encore appelée **potentiel de repos** ou *polarisation* de repos de la fibre nerveuse, est en moyenne de 60 millivolts.

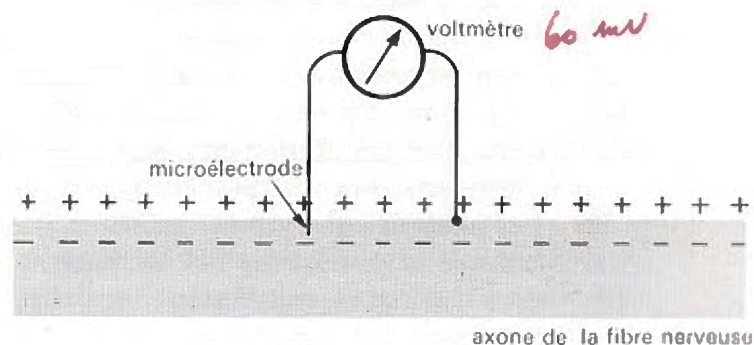
- Potentiel d'action d'un nerf

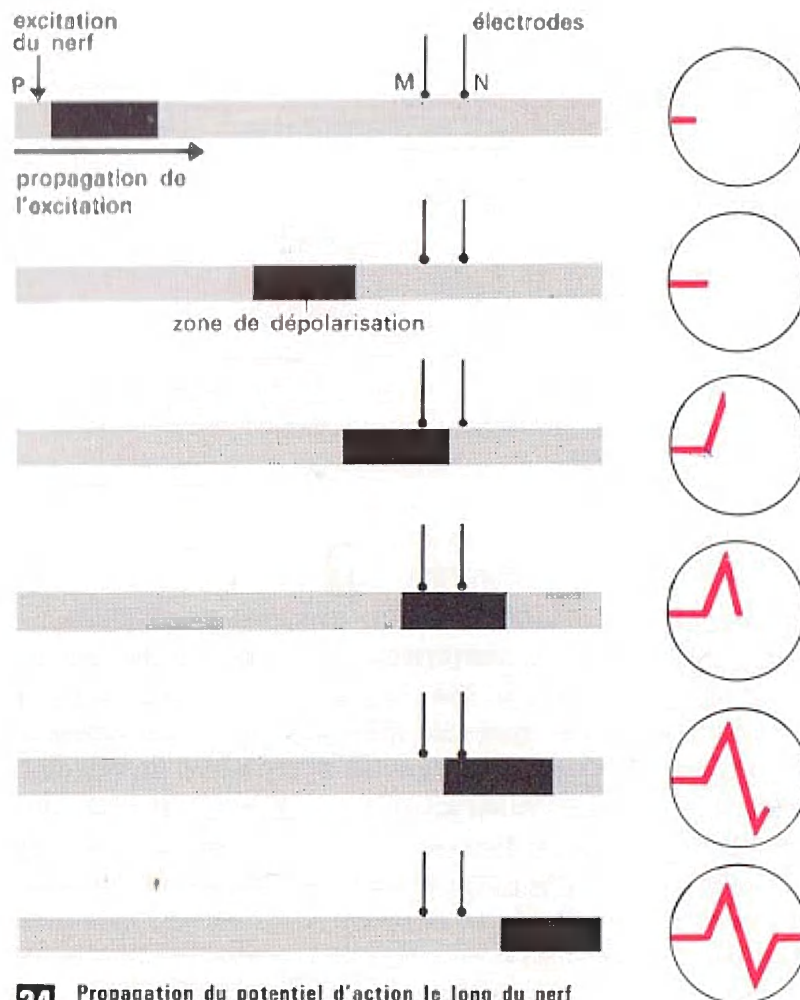
Deux électrodes M et N sont posées à la surface d'un nerf et reliées respectivement aux deux plaques B et A de l'oscilloscope cathodique (figure 22). Le nerf n'étant pas stimulé, il n'y a pas de déplacement vertical du spot : il n'existe pas de différence de potentiel entre les électrodes. En excitant le nerf en P, on enregistre une onde à deux pointes de sens opposés : la première pointe, vers le haut, indique une diminution du potentiel de M par rapport à celui de N; la seconde, en sens inverse, indique la diminution du potentiel de N par rapport à celui de M.

21 Exemple de courbe intensité-durée caractérisant l'excitabilité d'un muscle ou d'un nerf.



23 Mesure du potentiel de repos d'une fibre nerveuse.





24 Propagation du potentiel d'action le long du nerf et enregistrement par l'oscilloscope cathodique.

*Quel est le P. K.
1/1000 s.*

L'étude approfondie des phénomènes qui se produisent en divers points du nerf montre que, sous l'effet de l'excitation, il se produit en P une diminution de la polarisation de repos des fibres du nerf; cette dépolarisation se propage ensuite le long du nerf, et passe successivement en M et en N **24**.

L'onde électrique qui se propage ainsi est appelée le **potentiel d'action** du nerf; la valeur du potentiel d'action est de 60 à 80 millivolts, sa durée de l'ordre d'un millièbre de seconde. Si des électrodes recueillent le potentiel d'action de part et d'autre du point excité, on constate que la propagation a lieu dans les deux sens. Chaque fibre nerveuse possède son propre potentiel d'action; le potentiel d'action du nerf est donc un phénomène global.

Dans les conditions physiologiques — c'est-à-dire dans l'organisme — le potentiel d'action ne se propage que dans un sens, toujours le même pour une même fibre nerveuse (sens : dendrites → corps cellulaire → axone, pour tous les neurones). Ainsi, les sens de propagation sont inverses pour les fibres sensibles et les fibres motrices d'un même nerf (voir nerfs rachidiens, page 79).

Un enregistrement de potentiels d'action s'appelle un *électroneurogramme* **25**. Les potentiels d'action constituent, pour une part essentielle, le mécanisme qui réalise la transmission des excitations (*influx nerveux*). Des phénomènes électriques analogues manifestent l'activité des neurones de l'écorce cérébrale; l'enregistrement de l'activité électrique du cerveau est un *électroencéphalogramme*.



25 Exemple d'électroneurogramme.

- Phénomènes électriques d'un muscle au repos

Tous les points de la surface d'un muscle sont au même potentiel. Si l'on introduit une électrode dans un muscle, par exemple au moyen d'une petite incision, cette électrode se trouve en contact avec l'intérieur des fibres musculaires; on peut constater qu'elle est à un potentiel négatif par rapport à une électrode posée sur la surface du muscle (donc extérieure aux fibres). Il y a en effet, au repos, une différence de potentiel entre l'intérieur et l'extérieur de la membrane d'une fibre musculaire, entre l'intérieur et la surface extérieure d'un muscle; sa valeur est, comme pour un neurone, de 60 millivolts environ.

- Potentiel d'action d'un muscle

A la suite d'une excitation, un muscle présente, comme un nerf, un potentiel d'action qui se propage du point excité vers les extrémités du muscle. Ce potentiel d'action peut être enregistré dans les mêmes conditions que celui d'un nerf, et il possède, dans l'ensemble, les mêmes caractères. En raison de sa brièveté et de la rapidité de sa propagation, il a lieu entièrement pendant la phase de latence de la contraction musculaire (voir page 90). Le potentiel d'action précède donc la contraction; il constitue la première réponse du muscle à une excitation.

On réalise parfois des enregistrements de potentiels d'action musculaires (*électromyogrammes*) pour étudier et pouvoir soigner certaines affections. Un *électrocardiogramme* est l'enregistrement des phénomènes électriques accompagnant les contractions du cœur; il peut présenter des particularités dans les cas de lésions cardiaques ou dans certains troubles du fonctionnement du cœur; d'où son utilité pour aider à identifier ces lésions ou ces troubles.

● Généralité de l'excitabilité et de la réponse électrique à une excitation

L'excitabilité, que nous avons étudiée dans le cas du tissu nerveux et du tissu musculaire, est une propriété générale de la matière vivante. Toutes les cellules et tous les tissus sont excitables; l'étude de l'excitabilité (voir ci-dessus, page 43) donne pour tous des résultats semblables.

Toutes les cellules vivantes présentent une polarisation électrique, comme les neurones et les fibres musculaires. Toutes répondent à une excitation par une dépolarisation semblable au potentiel d'action des fibres nerveuses et des fibres musculaires. Cette dépolarisation qui, pour les nerfs, est l'essentiel de la réponse, peut être suivie d'un autre type de réaction (par exemple, la contraction, dans le cas des fibres musculaires).

4. Étude d'une fonction sensorielle :

Nous connaissons le monde qui nous entoure et nous en percevons les différents aspects au moyen des cinq sens : le toucher, la vue, l'ouïe, l'odorat et le goût. Cependant, si les yeux sont nécessaires pour voir, ils ne suffisent pas. La section des nerfs optiques, la destruction de certaines parties de l'écorce cérébrale, rendent aveugle. L'appareil visuel — c'est-à-dire l'ensemble des organes qui nous permettent de voir — comprend donc les yeux, les nerfs optiques et le centre visuel cérébral (formé par les parties du cerveau dont l'intégrité conditionne la vision).

A chacun de nos sens correspond un *appareil sensoriel*, dont l'activité réalise une *fonction sensorielle*. Ainsi, la fonction sensorielle assurée par l'appareil visuel est la vision. L'appareil auditif (oreilles, nerfs auditifs et centre auditif du cerveau) nous permet d'entendre; la fonction sensorielle correspondante est l'audition. Il en est de même pour les autres sens. Chacune des fonctions sensorielles nous donne des *sensations* : sensations visuelles, auditives, tactiles, olfactives, gustatives.

ÉTUDE PRATIQUE DE L'ŒIL ET DE LA RÉTINE

Pour faire cette étude, vous chercherez de la documentation, s'il y a lieu, aux pages 56 à 58.

1 ÉTUDE ET DISSECTION D'UN ŒIL DE BŒUF

La constitution de l'œil, dans l'ensemble, est la même chez tous les Vertébrés, surtout chez les Mammifères; on peut donc l'étudier en disséquant l'œil d'un animal, choisi pour être assez gros, par exemple un œil de Bœuf, qu'il est facile de se procurer dans une triperie. On disséquera de préférence un œil conservé deux ou trois jours dans le formol à 10 p. 100; un œil frais peut convenir aussi.

● Morphologie externe

Repérez la face antérieure de l'œil (cornée transparente) et, à la face postérieure, le nerf optique. Le nerf optique se trouve-t-il exactement au pôle postérieur du globe oculaire?

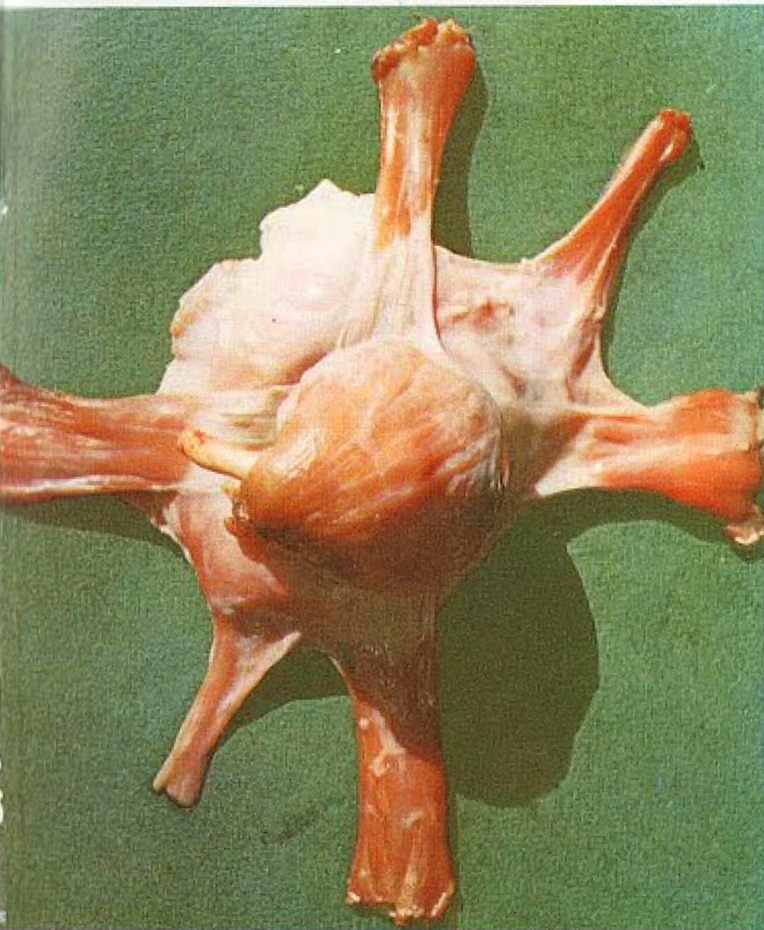
Il se peut que les paupières, avec les cils, tiennent encore au globe oculaire; observez-les, puis enlevez-les.

Une masse importante de matière blanche entoure plus ou moins complètement l'œil; constatez que cette matière est de la graisse; enlevez-la. Quelle peut être la consistance de cette graisse sur l'animal vivant (température : 37°)?

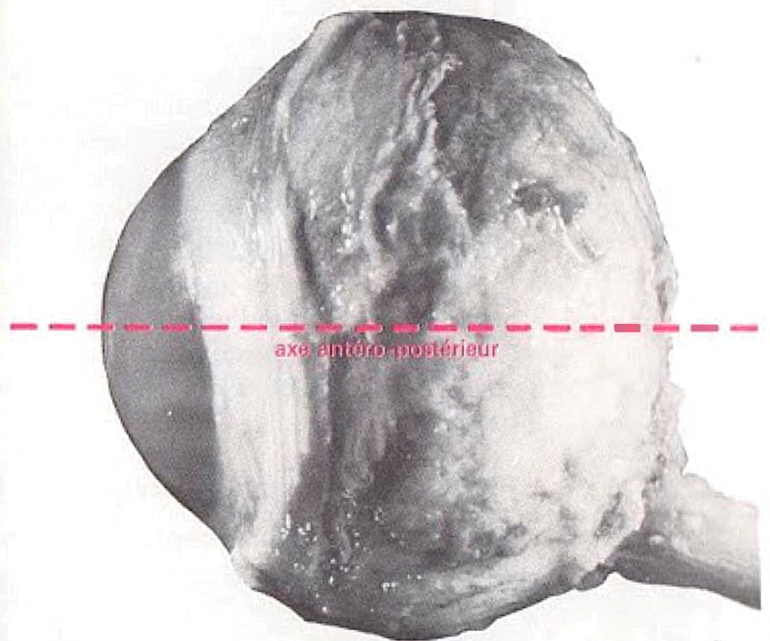
Un tissu rose forme plusieurs bandelettes insérées sur la paroi de l'œil; reconnaissez au microscope, après dilacération d'un petit fragment, la nature de ce tissu. Dites comment vous la reconnaissez.

Si les muscles sont encore effectivement rattachés au globe oculaire, faites un dessin de celui-ci avec ses muscles (soit par l'une des faces antérieure ou postérieure, soit de profil). L'œil de bœuf possède tous les

La vision



Œil de Mouton, avec ses muscles et le nerf optique. (La musculature de l'œil de Mouton est la même que celle de l'œil de Bœuf.) **1**



2
Globe oculaire et nerf optique (œil de Bœuf).

muscles qui existent dans l'œil humain, et un de plus : le *muscle postérieur* ou *rétracteur de l'œil*, qui constitue une sorte de fourreau autour de la partie postérieure de l'œil et du nerf optique **1**. Annotez le dessin.

● Dissection de l'œil

Marche de la dissection

- Coupez tous les muscles, de façon à n'avoir plus que le globe oculaire avec le nerf optique **2**. Ouvrez le globe oculaire,

suivant le grand cercle perpendiculaire à son axe antéro-postérieur ; pour cela, il faut découper la paroi de l'œil, ce qui n'est pas très facile ; efforcez-vous d'exprimer en quelques mots les qualités physiques et mécaniques de cette paroi.

Il est commode, pour ouvrir le globe oculaire, de placer la cornée vers le bas, près de la cuvette à dissection, et le nerf optique vers le haut ; on sépare ainsi deux demi-sphères creuses, appelées *cupule antérieure* et *cupule postérieure*.

Étude de la cupule postérieure 3 :

- Examinez la paroi de cette cupule. Les trois membranes qui la constituent sont d'épaisseur et d'aspect très différents. Laquelle possède les propriétés que vous avez reconnues en découpant la paroi de l'œil? La membrane interne se déplace et se plisse en glissant sur celle qui est à son contact, et on y voit des vaisseaux sanguins; recherchez si elle peut glisser tout à fait librement, examinez l'orientation de ses plis, recherchez l'origine des vaisseaux sanguins qu'elle contient. Que concluez-vous de toutes ces observations? Couleur et aspect de la membrane moyenne?
- Faites un dessin annoté de la cupule postérieure, vue par l'intérieur, en indiquant les noms des différentes parties que vous voyez, notamment ceux des trois membranes.

Étude de la cupule antérieure 4 :

La cupule antérieure contient une masse transparente et de consistance gélatineuse; quel est son nom? Que laisse-t-elle voir par transparence?

- Dessinez la cupule antérieure en désignant, par des annotations placées autour du dessin, tout ce qui est visible dans ces conditions.
- Otez la masse gélatineuse et transparente, en détachant au besoin les adhérences qui la rattachent parfois à la paroi de l'œil; mettez-en un fragment dans l'eau. Que remarquez-vous? Que pouvez-vous en conclure?

En général, au cours de l'opération que l'on vient de réaliser sur la cupule antérieure, le cristallin reste en place 5. Comment est-il fixé? Quelle est sa forme?

- Détachez le cristallin. S'il est frais, observez ses propriétés optiques (en le plaçant sur un texte imprimé en petits caractères) et mécaniques (en le laissant tomber d'une hauteur de 30 centimètres sur la table). Étudiez sa structure, soit en le coupant suivant différents plans, soit en le décortiquant (pour cela, il faut qu'il ait séjourné

dans le formol, ou qu'il ait passé quelques secondes dans l'eau bouillante). Notez par écrit le résultat de vos observations sur le cristallin.

- Étudiez maintenant la cupule antérieure, vidée de tout ce qu'elle contenait, et dessinez-la, vue par l'intérieur 6. Retrouvez, si possible, les membranes que vous aviez identifiées sur la cupule postérieure; désignez par des annotations placées autour de votre dessin les diverses parties de la cupule antérieure, notamment celles qui sont indiquées par des lettres sur la figure 6.

- Prenez un autre œil de Bœuf conservé dans le formol. Coupez-le par un plan passant par l'axe antéro-postérieur de l'œil (figure 2). Étudiez la surface de la section ainsi réalisée 7 et faites un dessin annoté.

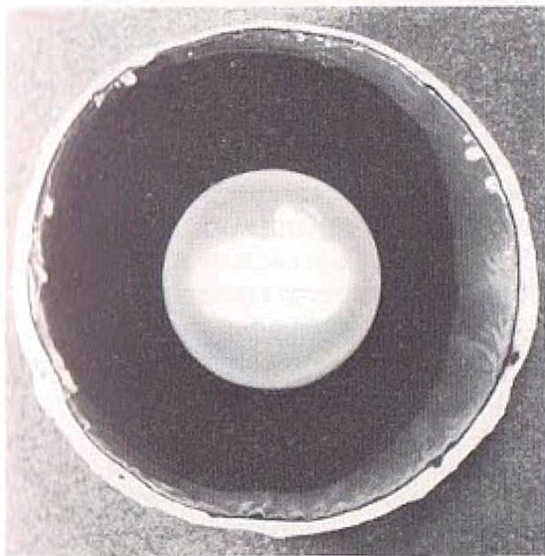
Remarques

1. Avec des yeux conservés dans le formol, il arrive que, lorsque l'on sépare le corps vitré de la cupule antérieure, le cristallin se détache de celle-ci et reste à la face antérieure du corps vitré. Dans ce cas, on dessinera le corps vitré vu par sa face antérieure, de façon à représenter le cristallin et ce qui l'entoure.

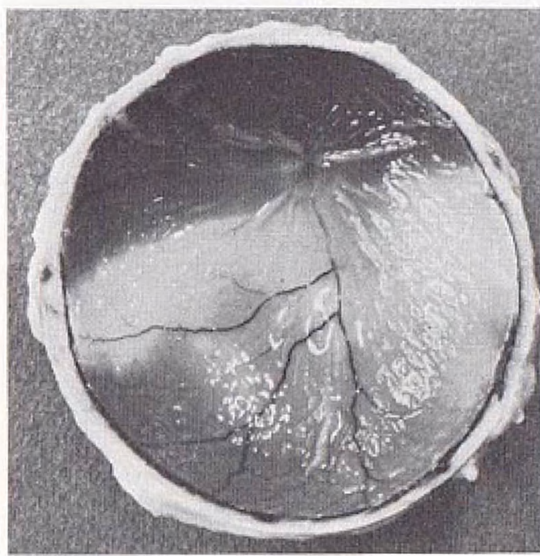
2. Les figures 3, 4, 5 et 6 sont des photographies du même œil (œil conservé dans le formol), à des stades successifs de la dissection. Or, la pupille n'apparaît pas avec les mêmes dimensions sur les 3 dernières. Efforcez-vous d'expliquer ce fait.

● Résultats de la dissection

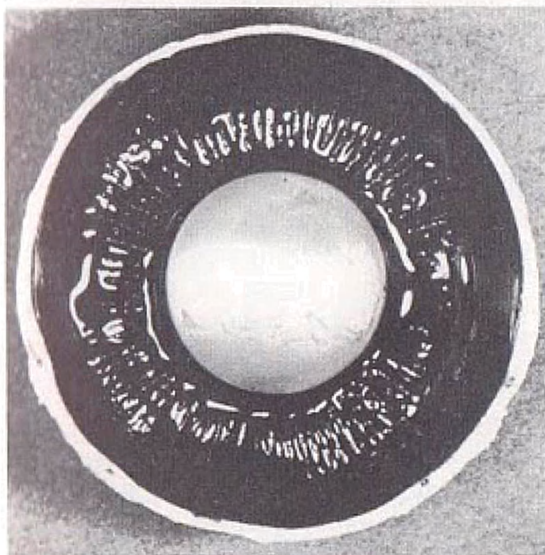
Résumez la structure du globe oculaire en faisant un schéma annoté d'une section de ce globe passant par un plan vertical contenant l'axe de l'œil. (Chez le Bœuf, comme chez l'Homme, le point où s'attache le nerf optique est à peu près dans un plan horizontal passant par l'axe de l'œil. Bien entendu, les mots « vertical » et « horizontal » employés ici se réfèrent à l'animal vivant, debout, et tenant la tête dans son orientation habituelle.)



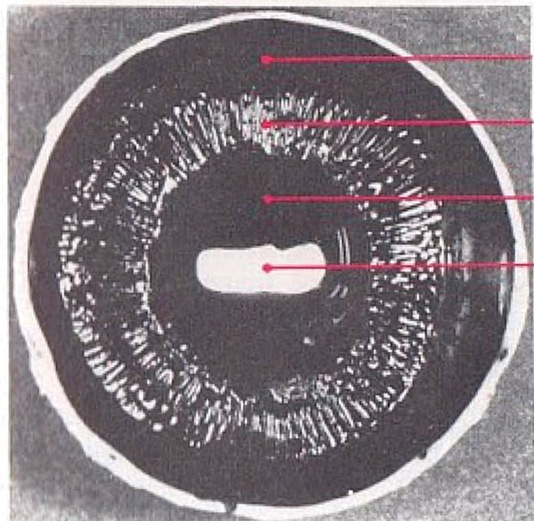
4



3



5



6

7

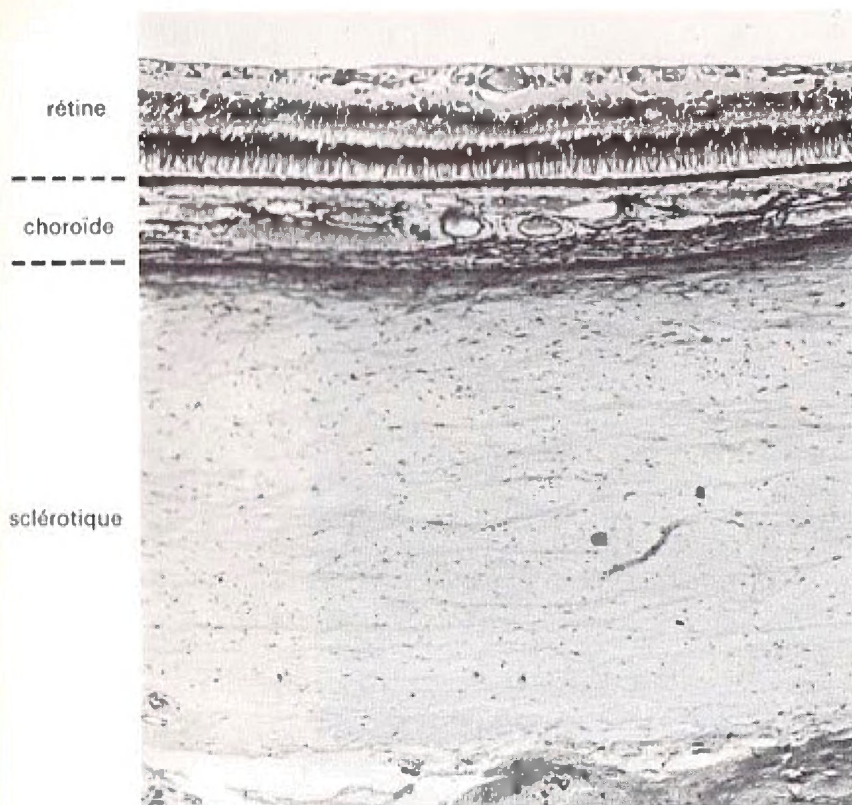
a

b

c

d





8 Coupe de la paroi de l'œil humain. (x 50)

2 STRUCTURE DE LA RÉTINE

La figure **8** est une microphotographie d'une coupe faite dans la paroi d'un œil humain. On a indiqué les noms des 3 membranes qui constituent cette paroi; vous pouvez donc reconnaître l'orientation de la coupe : de quel côté se trouve le corps vitré? De quel côté, l'extérieur du globe oculaire?

La figure **9** est une coupe de la rétine seule, à un plus fort grossissement, mais l'orientation est la même que sur la figure précédente. Indiquez où est la choroïde, où est le corps vitré. D'après cette photographie ou, mieux, en utilisant une préparation microscopique réelle, vous devez étudier la structure de la rétine. Faites un dessin clair de la préparation (réelle ou photographiée). Consultez la page 58. Au moyen d'annotations placées autour du dessin, interprétez la préparation, c'est-à-dire : indiquez les noms des divers éléments que l'on peut y voir (et que vous avez figurés sur le dessin). Le questionnaire qui suit est destiné à vous aider dans ce travail.

Que sont les taches noires des couches n° 1, 3, 5, 7? Qu'est-ce que la couche n° 1?

la couche n° 2? Que représentent les couches n° 3, 5, 7? Comment comprendre la différence de densité des taches noires dans ces 3 couches? Que sont les couches n° 4, 6, 8? Ce questionnaire n'est pas limitatif, et vous pouvez encore interpréter, éventuellement, des éléments de la préparation qui ne figureraient pas dans les questions précédentes.

OBSERVATIONS ET EXPÉRIENCES SUR LA VISION

Il peut vous être utile, pour interpréter les résultats des expériences proposées ici, de consulter la documentation réunie dans les pages 59 à 68.

1 VISION D'OBJETS À DIFFÉRENTES DISTANCES

- Écrivez quelques mots sur un fragment de vitre, que vous tenez ensuite à une trentaine de centimètres devant vous, dans une direction où se trouvent des objets éloignés, par exemple des maisons. D'un seul œil, regardez ces maisons à travers le morceau de vitre. Les voyez-vous nettement? Pouvez-vous lire en même temps ce qui est écrit sur le verre? Lisez maintenant les mots écrits sur la vitre. Y parvenez-vous aisément? Voyez-vous encore nettement les maisons? Donnez par écrit les résultats de cette expérience, et expliquez-les. (L'expérience doit être faite avec un seul œil parce que, en vision binoculaire, d'autres phénomènes se produisent, et l'interprétation n'est plus aussi simple.)

- Lisez un texte écrit en petits caractères, en le tenant d'abord à 40 centimètres des yeux, environ; rapprochez-le de vos yeux, jusqu'au moment où vous cessez juste de pouvoir le lire; demandez alors à un camarade de mesurer la distance entre vos yeux et le texte : c'est votre *distance minimale de vision distincte*.

- Faites la même mesure pour plusieurs camarades, puis pour des personnes de différents âges, enfin pour une personne âgée atteinte de presbytie. Comparez les distances minimales de vision distincte; indiquez le rôle des verres dans le cas de la presbytie.

2 VISION D'OBJETS DANS DIFFÉRENTES DIRECTIONS

● Le champ visuel

Le champ visuel est la portion d'espace dans laquelle on peut voir sans déplacer la tête ni les yeux.

Il est facile d'évaluer la largeur du champ visuel. Regardez droit devant vous et efforcez-vous, sans bouger la tête ou les yeux, de déterminer jusqu'où vous pouvez voir sur les côtés; faites-vous aider pour cela par un camarade qui, à quelques mètres de vous, tournera d'un côté, puis de l'autre; vous lui indiquerez chaque fois à quel moment vous cessez de le voir, et il repérera sur le plancher la position qu'il occupe alors.

En vous inspirant de la figure relative au champ de vision des couleurs (fig. 28, page 66), reportez sur une feuille de papier, de part et d'autre d'une demi-droite représentant la direction du regard, les angles correspondant aux deux positions marquées sur le plancher: vous aurez ainsi l'angle d'ouverture de votre champ visuel total.

Sans changer la direction de votre regard, faites la même détermination en fermant un œil, puis l'autre; reportez sur la figure précédente, avec deux couleurs différentes, les angles correspondants. Comparez le champ visuel de chaque œil au champ visuel total, précédemment déterminé; comparez l'étendue du champ de la vision binoculaire (portion de l'espace vue avec les deux yeux) à celle du champ visuel total.

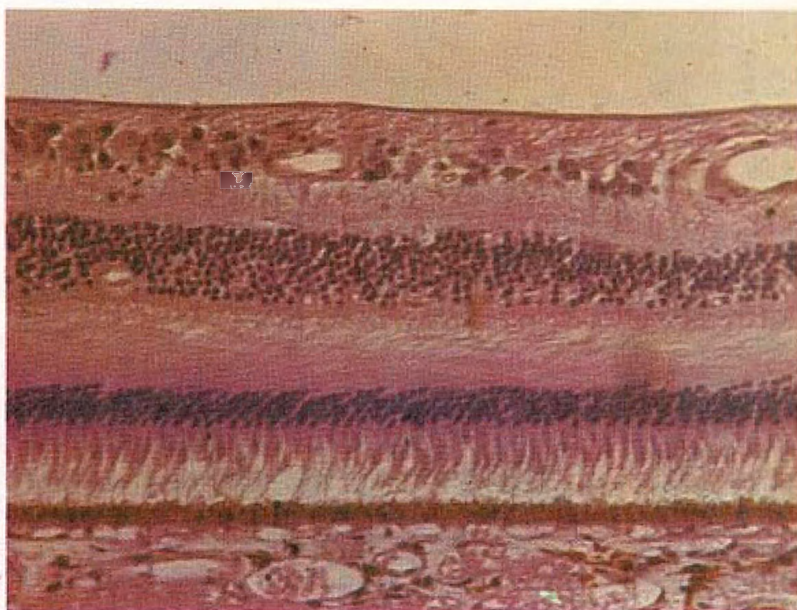
(On mesurera les angles avec un rapporteur. Des renseignements sur le champ visuel se trouvent page 67).

● Vision centrale et vision périphérique

- Voyez-vous de la même façon dans le centre du champ visuel (*vision centrale*) et dans sa périphérie (*vision périphérique*)? Pour répondre à cette question, regardez, en maintenant fixe la direction de votre regard, le milieu de l'une des pages de ce livre. Voyez-vous en même temps le haut et le bas de cette page? Voyez-vous la page voisine? Pouvez-vous, en fixant le milieu d'une page, lire la première et la dernière ligne de cette page? Pouvez-vous lire la page voisine?

8
7
6
5
4
3
2
1

ch.



9 Coupe de rétine. (x 200)

- Indiquez par écrit, en quelques mots, les différences entre la vision centrale et la vision périphérique. Comment se nomme la partie de la rétine sur laquelle se forment les images en vision centrale?

La vision centrale et la vision périphérique ont des rôles différents. Quand, en lisant, vous apercevez une figure plus haut, ou plus bas, ou sur le côté, que fait votre regard? Plus généralement, que font nos yeux quand nous lisons un livre ou un journal? S'il vous est arrivé de regarder les yeux de quelqu'un qui lisait, qu'avez-vous remarqué? Les réponses à ces questions mettent en lumière le rôle des muscles du globe oculaire; elles font apparaître la coordination qui existe entre les muscles des deux yeux. Précisez vous-même cette coordination en vous servant de la figure 13, page 57.

Faites maintenant appel à vos souvenirs. Comment les objets et les êtres vivants se signalent-ils le mieux à la périphérie du champ visuel? Que faisons-nous habituellement lorsque quelque chose se signale ainsi?

Vous savez maintenant comment nous pouvons utiliser dans un champ très étendu les qualités de la vision centrale, et quels sont les rôles respectifs de la vision centrale et de la vision périphérique. Voyez-vous un avantage à ce que les qualités de la vision centrale ne s'étendent pas à la totalité du champ visuel?



3 DIVERS DEGRÉS DE SENSIBILITÉ VISUELLE

La sensibilité visuelle (voir p. 64) n'est pas la même dans toutes les directions, parce que toutes les régions de la rétine ne sont pas également sensibles à la lumière; elle n'est pas non plus la même à tout moment (adaptation à l'obscurité, page 65).

● Fermez l'œil gauche. En tenant le livre à bout de bras, fixez avec l'œil droit la croix de la figure 10 ci-dessus; vous voyez le cercle noir, sur le côté. Rapprochez alors le livre de vous, en continuant de fixer la croix; pour une certaine position du livre, vous ne voyez plus le cercle noir. Rapprochez encore le livre; que remarquez-vous? Conclusion.

- Expliquez maintenant, par écrit, les résultats de l'expérience précédente (due à *Edme Mariotte*, 1620-1684) en vous aidant de la figure 26, page 62. En vous inspirant de la même figure, montrez que cette expérience ne peut pas donner de résultats intéressants si on la fait en regardant avec les deux yeux.

- Reprenant l'expérience de Mariotte, amenez le livre dans la position où, en fixant la croix, vous ne voyez pas le cercle noir. Demandez alors à un camarade de mesurer la distance entre votre œil et le livre. Mesurez, sur le livre, la distance qui sépare le cercle de la croix. Sachant que la distance du centre optique de l'œil à la fovea est d'environ 17 millimètres, une construction simple permet d'évaluer la distance de la fovea à la tache aveugle. Faites cette construction géométrique et cette évaluation.

● Lorsque, la nuit, vous dirigez votre regard vers une étoile peu lumineuse (son image se forme alors, dans chaque œil, sur la fovea), vous ne la voyez pas; mais si vous fixez une autre étoile à quelque distance de la première (dont l'image se formera alors en dehors de la fovea), vous verrez la première étoile. Faites cette expérience, simple et facile, à la belle saison; cherchez à l'interpréter, en vous demandant si la fovea n'a pas une sensibilité différente de celle de la rétine extrafovéale et, éventuellement, dans quel sens est cette différence.

● Vous savez qu'une personne placée brusquement dans un endroit faiblement éclairé, après s'être trouvée à une vive lumière, ne voit rien pendant quelques instants; puis « l'œil s'habitue à l'obscurité », dit-on, et l'on peut voir à nouveau.

- Faites l'expérience en passant d'un éclairage normal à une lumière très faible, où vous séjournerez plusieurs minutes; notez les détails que vous voyez tout de suite, puis après 2 ou 3 secondes de séjour à la lumière très faible, puis après une dizaine de secondes, une trentaine de secondes, une minute, quelques minutes; comparez les résultats de ces observations.

Répondez par écrit aux questions suivantes :

- Un changement se produit-il au cours de votre séjour à une faible lumière?
- Si votre réponse est positive, jugez-vous le changement immédiat ou progressif?
- Si vous le jugez progressif, est-il plus important dans les toutes premières secondes ou dans les suivantes, ou dans les minutes qui suivent? (Pour répondre à ces questions, il peut être nécessaire de recommencer plusieurs fois l'expérience.)
- Pensez-vous que votre sensibilité visuelle se soit modifiée au cours de cette expérience? Si votre réponse est positive, dites dans quel sens il y a eu modification.



11

4 ACUITÉ VISUELLE

L'acuité visuelle n'est pas la même en vision centrale et en vision périphérique (voir page 64), d'une part, en vision diurne et en vision crépusculaire (définition page 65), d'autre part.

- L'exercice proposé p. 53 a fait apparaître les différences entre la vision centrale et la vision périphérique. Laquelle des deux correspond à la meilleure acuité visuelle? Pourquoi dirigeons-nous notre regard vers un texte que nous voulons lire, vers une personne que nous voulons identifier, vers un groupe d'objets que nous voulons compter? Pourquoi approchons-nous le plus possible des yeux (jusqu'à la distance minimale de vision distincte, voir page 62) un texte écrit en très petits caractères, alors que nous n'éprouvons pas le besoin d'approcher autant un texte écrit en caractères plus gros? Pourquoi pouvons-nous lire une affiche à plusieurs mètres, alors qu'à cette distance nous ne pouvons pas lire un journal?

- A une lumière faible, essayez de lire ou de reconnaître des personnes sur des photographies. Tenez-vous le texte (ou les photographies) à la même distance de vos yeux que si l'éclairage était bon? D'après le résultat de vos essais, dites — en donnant vos raisons — si l'acuité visuelle dépend de l'éclairage. En cas de réponse positive, précisez dans quel cas l'acuité visuelle est la meilleure (éclairage fort ou éclairage faible?). Voyez-vous un rapprochement (ou des rapprochements) à faire entre vision centrale et vision périphérique, d'une part, vision diurne et vision crépusculaire, d'autre part? Si votre réponse est positive, cherchez une explication dans les pages 64 et 65.

5 VISION DES COULEURS

- Demandez à un camarade de vous présenter, à une lumière très faible, diverses figures colorées, et essayez d'en reconnaître les couleurs. Faites ensuite le même essai à un éclairage normal. Comparez les résultats des deux expériences. Si vous constatez une différence, essayez de l'expliquer, en consultant les pages 66 et 67.

- Avez-vous déjà remarqué si les formes et les couleurs apparaissent en même temps sur une scène de théâtre d'abord obscure, puis progressivement éclairée par des projecteurs simulant le lever du jour? Expliquez.

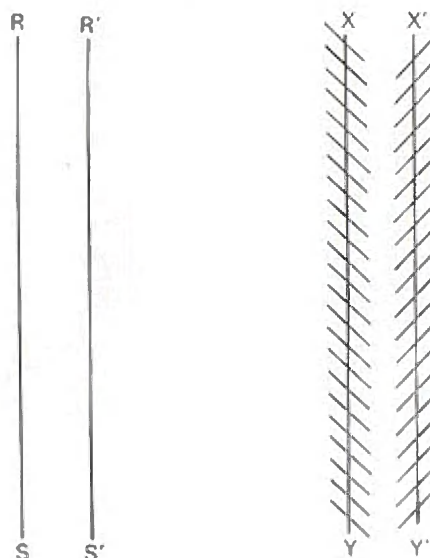
- Regardez droit devant vous, sans tourner les yeux. Demandez à un camarade de vous montrer, sur le côté, des objets de diverses couleurs (crayons ou règles, par exemple). Efforcez-vous d'en reconnaître les couleurs. Que votre camarade note chaque fois votre réponse. Faites au moins 20 ou 30 essais, avec plusieurs couleurs; comparez vos réponses avec la réalité. Concluez. Recherchez une explication, en consultant les pages 66 et 67.

6 ILLUSIONS D'OPTIQUE

- Regardez la figure 11 et comparez les segments AB et BC, ainsi que les segments MN et NP. Mesurez ensuite ces segments avec le plus de précision possible; concluez.

- Regardez la figure 12. Que pensez-vous des lignes RS et R'S' d'une part, XY et X'Y' d'autre part? Mesurez avec soin la distance qui sépare, en différents endroits, les lignes RS et R'S', XY et X'Y'. Concluez.

12



1 ŒIL

• Organes annexes de l'œil

Le globe oculaire est contenu dans la cavité à paroi osseuse appelée *orbite*, au fond de laquelle se trouve l'orifice par où pénètre le nerf optique. L'œil peut être diversement orienté par les contractions de 6 muscles, insérés sur la paroi du globe oculaire et sur celle de l'orbite **13**. Le globe oculaire tourne sur le coussinet de tissu adipeux (graisse) qui occupe la partie postérieure de l'orbite; cette graisse est à peu près liquide à la température du corps.

La peau se replie au-dessus et au-dessous de l'œil pour former les *paupières* **14**. La partie de la peau qui passe devant l'œil, très mince et transparente, s'appelle la *conjonctive*; elle est constamment humectée par la sécrétion de la *glande lacrymale*, placée dans l'angle extérieur de l'œil sous la paupière supérieure

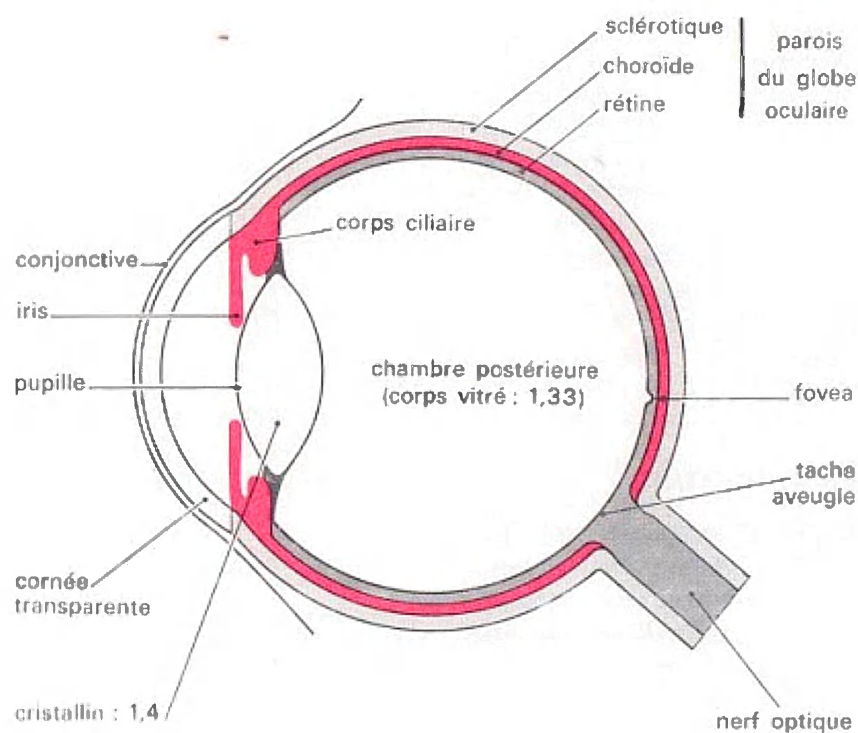
• Le globe oculaire

Le globe oculaire a 24 millimètres de diamètre, environ; sa paroi comprend 3 membranes; à l'intérieur se trouvent des milieux transparents **14**.

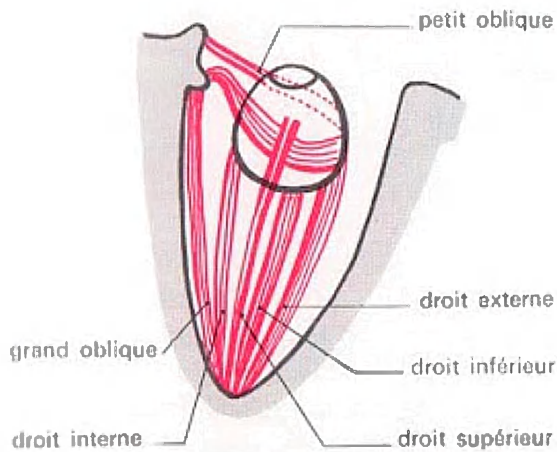
Membranes (sclérotique, choroïde, rétine)

- La *sclérotique* est une membrane fibreuse, épaisse (1 millimètre) et résistante; elle est blanche, et constitue le blanc de l'œil; c'est la membrane protectrice du globe oculaire. A l'avant, plus bombée et transparente, elle forme la *cornée transparente*; à l'arrière, elle entoure le nerf optique.

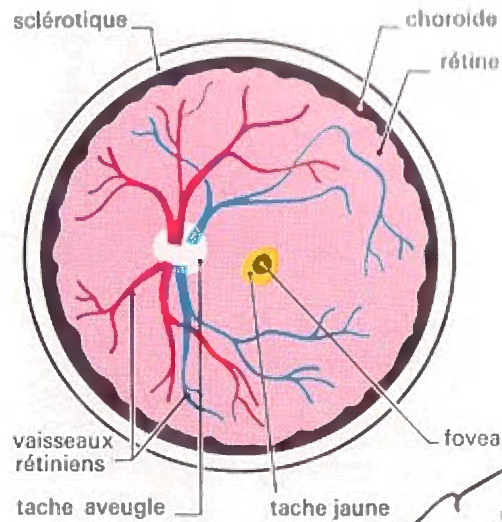
- La *choroïde* est beaucoup plus fine, riche en vaisseaux sanguins; chargée de pigment noir, elle fait de l'intérieur de l'œil une chambre noire (chez le Bœuf, et d'autres animaux, la choroïde présente une partie irisée et réfléchissante).



14 Structure du globe oculaire (schéma).



13 Globe oculaire et ses muscles
(œil droit, vu par sa face supérieure.)



15 Schéma du fond de l'œil.

appelée *tapis*). Derrière la cornée, la choroïde se rabat en une lame plane, perpendiculaire à l'axe de l'œil, l'*iris*; celui-ci, noir à sa face postérieure, est, à l'avant, différemment coloré selon les individus, et il doit son nom à ses reflets chatoyants. L'*iris* contient des fibres musculaires rayonnantes et circulaires et il est percé en son centre d'un orifice circulaire, la *pupille*, par lequel la lumière pénètre dans l'œil. (Chez le Bœuf, la pupille est une fente horizontale.) Derrière l'*iris* se trouve un bourrelet circulaire, le *corps ciliaire*, qui comprend un muscle et des replis rayonnants riches en vaisseaux sanguins.

- La *rétine* (0,5 mm d'épaisseur) est translucide, légèrement rose très fragile; en son centre, elle présente une petite dépression de deux millimètres de diamètre, la *fovea* (ou fossette centrale). Dans la fovea et autour de celle-ci, la rétine contient un pigment jaune; aussi cette partie de la rétine est-elle appelée *tache jaune*

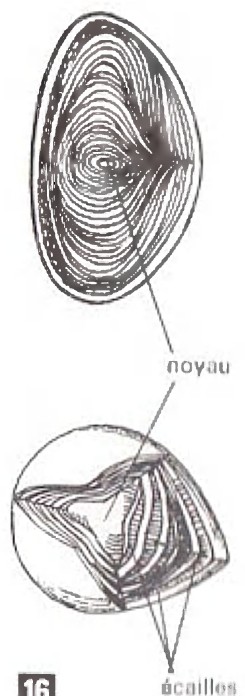
15. La tache jaune a un diamètre de 2 à 3 millimètres. (Fovea et tache jaune n'existent que chez l'Homme et les Singes; on ne les trouve donc pas dans l'œil de Bœuf.)

La partie de la rétine où aboutit le nerf optique se nomme la *tache aveugle* (nous verrons plus loin la raison de cette dénomination); là, pénètrent dans l'œil les vaisseaux sanguins rétiniens **15**. La tache aveugle est située presque dans le même plan horizontal que la fovea, mais à quelques millimètres d'elle, du côté interne (c'est-à-dire vers le plan de symétrie du corps) **14**.

Milieux transparents (*cristallin, humeur aqueuse, corps vitré*)

Le *cristallin* est une lentille biconvexe de 9 mm de diamètre et 4 mm d'épaisseur, dont la face postérieure est plus bombée que la face antérieure; il est formé d'écaillés superposées avec, au centre, un noyau dur **16**; son indice de réfraction est d'environ 1,4. Le cristallin est maintenu en place par un ensemble de fins ligaments (*ligaments suspenseurs*) qui, sur tout son pourtour, le rattachent au corps ciliaire.

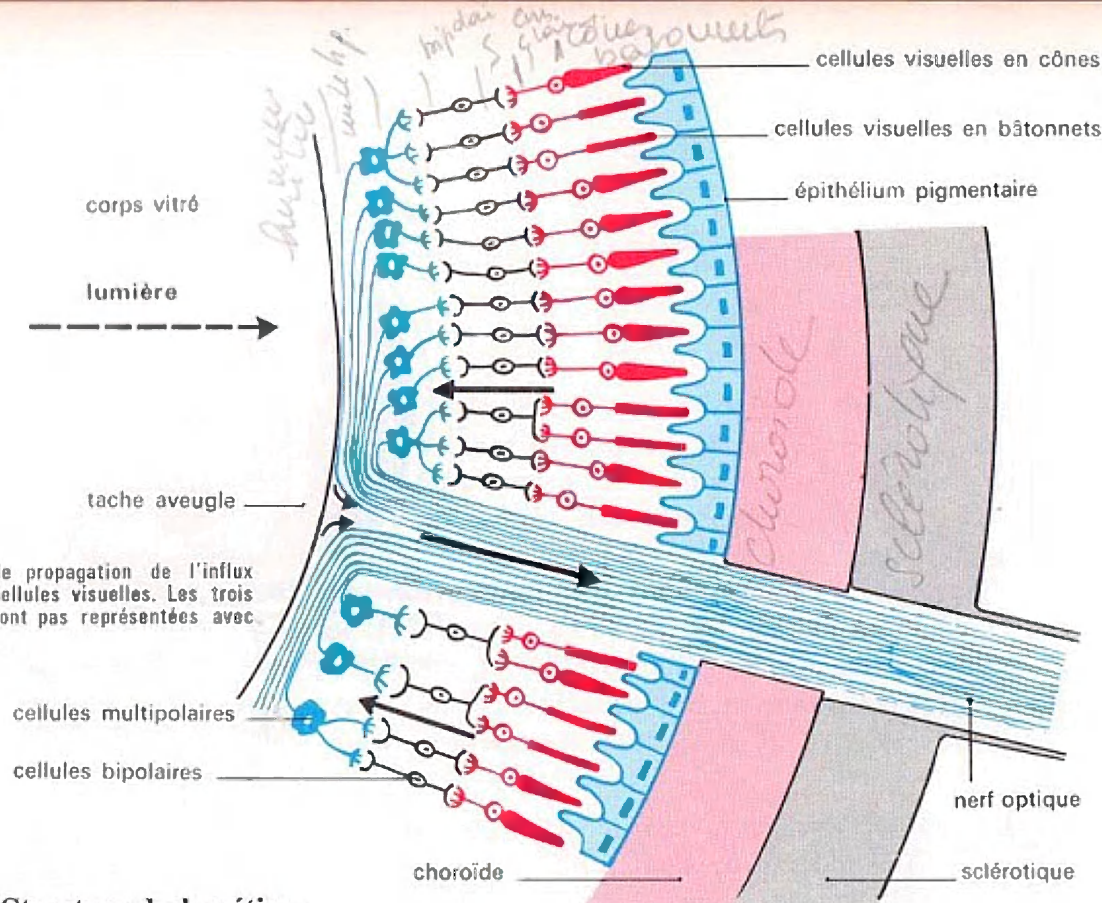
L'*iris* et le cristallin divisent l'intérieur du globe oculaire en deux parties : *chambre antérieure* et *chambre postérieure*. La chambre antérieure contient un liquide transparent et incolore, l'*humeur aqueuse*, dont l'indice de réfraction est sensiblement le même que celui de l'eau (1,33). La chambre postérieure est occupée par une masse transparente et incolore, de consistance gélatineuse, le *corps vitré*, dont l'indice de réfraction est aussi celui de l'eau.



16 Structure du cristallin.

17

Structure de la rétine (schéma).
(Les flèches indiquent le sens de propagation de l'influx nerveux né de l'excitation des cellules visuelles. Les trois membranes du globe oculaire ne sont pas représentées avec leurs épaisseurs relatives réelles.)



● Structure de la rétine

Disposition des couches de cellules dans la rétine 17

Dans ses grandes lignes, cette disposition est la même chez tous les Vertébrés. La rétine comprend d'abord, appliquée contre la choroïde, une couche de cellules régulièrement rangées et chargées de pigment foncé; cette couche est appelée *épithélium pigmentaire*. Viennent ensuite 3 autres couches de cellules, successivement appelées *cellules visuelles*, *cellules bipolaires* et *cellules multipolaires* (ou *ganglionnaires*); d'une couche à l'autre, ces cellules sont en relation de la même façon que les neurones dans la substance grise du système nerveux. L'embryologie montre justement que la rétine est une dépendance de l'encéphale, et que ses cellules sont des cellules nerveuses spécialisées.

Les cellules visuelles possèdent, du côté externe, un prolongement en forme de cône ou de bâtonnet, dont l'extrémité est entourée par des expansions appartenant aux cellules de l'épithélium pigmentaire. On distingue donc deux catégories de cellules visuelles : les cellules à cônes et les cellules à bâtonnets; on dit aussi, plus simplement : les *cônes* et les *bâtonnets*.

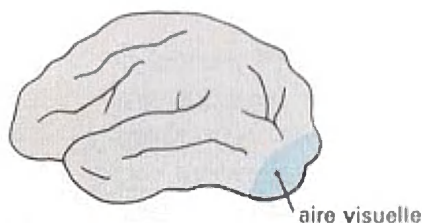
Les cellules bipolaires sont ainsi nommées parce qu'elles possèdent, de part et d'autre d'un corps cellulaire, deux prolongements qui les relient respectivement aux cellules visuelles et aux cellules multipolaires.

Les cellules multipolaires sont, d'un côté, en contact avec les cellules bipolaires; de l'autre côté, leurs axones tapissent la face interne de la rétine; ils viennent tous traverser la rétine et la paroi de l'œil dans la région de la tache aveugle, pour constituer ensuite les fibres du nerf optique 17.

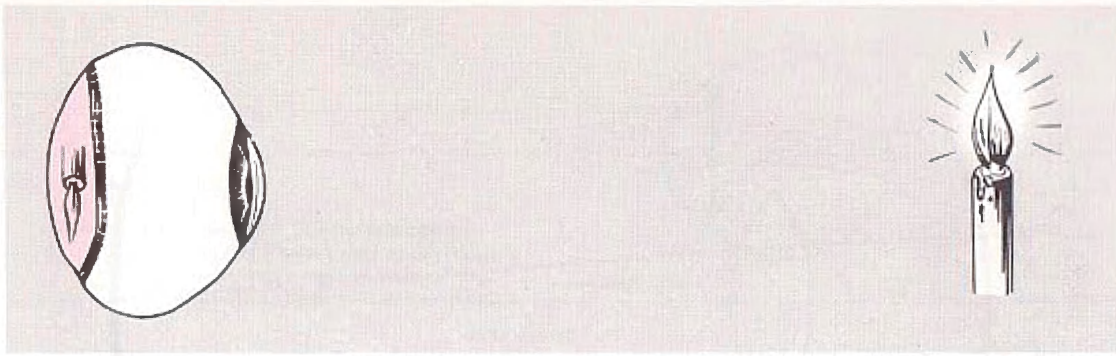
Répartition des diverses cellules dans la rétine humaine

Les dénombrements faits sur de nombreuses coupes conduisent aux chiffres suivants : tandis qu'il y a environ un million de fibres dans le nerf optique, la rétine humaine contient 6 millions de cônes et 120 millions de bâtonnets. La répartition de ces cellules n'est pas uniforme; dans la fovea, il n'y a que des cônes, très

18



Aire visuelle du cerveau
(hémisphère cérébral gauche, face externe.)



19

serrés, et au nombre de 30 000 environ; à l'extérieur de la fovea, les bâtonnets apparaissent, et deviennent de plus en plus nombreux au fur et à mesure qu'on s'éloigne du centre de la rétine, tandis que les cônes se raréfient.

En dehors de la fovea, partout existent les 3 couches de cellules : visuelles, bipolaires, multipolaires (la densité des cellules bipolaires étant plus faible que celle des cellules visuelles, et la densité des cellules multipolaires plus faible que celle des cellules bipolaires). Dans la fovea, au contraire, la rétine ne contient que les cônes; les cellules des deux autres couches sont rejetées à l'extérieur de la fovea, et c'est pourquoi la rétine, à cet endroit, est beaucoup moins épaisse.

2 CENTRE VISUEL DU CERVEAU

La destruction accidentelle (par une blessure) de l'écorce cérébrale dans les lobes occipitaux des deux hémisphères cérébraux rend un être humain aveugle, bien que les yeux et les nerfs optiques soient intacts (cécité dite *corticale*); des lésions atteignant les lobes occipitaux peuvent altérer les sensations visuelles. L'écorce cérébrale des lobes occipitaux joue donc un rôle primordial pour tout ce qui concerne la vision; cette région est appelée aire visuelle du cerveau 18 ; elle constitue le centre visuel cérébral.

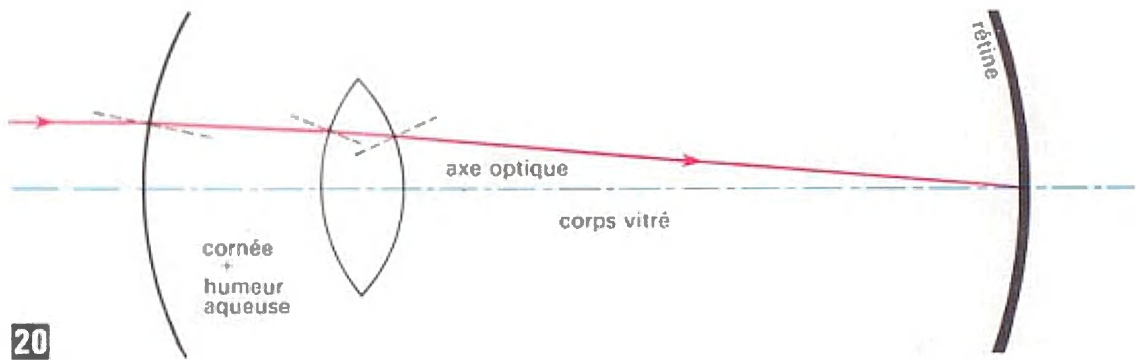
3 NERFS OPTIQUES

L'étude anatomique montre que l'écorce cérébrale du centre visuel est reliée aux rétines par les fibres nerveuses qui empruntent la voie des nerfs optiques. La section des deux nerfs optiques rend aveugle; celle d'un seul nerf optique supprime la vision pour l'œil correspondant, et de ce fait, diminue l'étendue du champ visuel (définition, p. 53), de la même façon que lorsqu'on ferme un œil. Après avoir étudié le fonctionnement optique de l'œil, nous pourrions examiner plus complètement les relations établies par les nerfs optiques entre les rétines et les lobes occipitaux des hémisphères cérébraux (page 67).

FONCTIONNEMENT OPTIQUE DE L'ŒIL

1 FORMATION D'IMAGES SUR LA RÉTINE

Enlevons une partie de la sclérotique et de la choroïde à l'arrière d'un œil de bœuf frais; puis, dans une pièce obscure, plaçons une bougie devant cet œil, à quelques mètres; nous pouvons voir alors une image renversée de la bougie sur la rétine du fond de l'œil 19 . L'œil donne donc une image réelle, renversée et plus petite que l'objet, comme fait une lentille convergente lorsque l'objet est à une distance supérieure au double de la distance focale. De même, dans un appareil photographique, des images renversées se forment sur la plaque sensible ou la pellicule.



2 SYSTÈME OPTIQUE DE L'ŒIL : ŒIL RÉDUIT¹

L'œil est constitué par une succession de milieux transparents et la lumière qui les traverse subit une réfraction à chaque surface de séparation; toutes ces réfractations rapprochent les rayons lumineux de l'axe antéro-postérieur de l'œil **20**. Cet axe constitue l'axe optique de l'œil, car les rayons qui lui sont parallèles convergent sur la rétine, à l'emplacement de la fovea; l'ensemble des milieux transparents de l'œil est donc équivalent à une lentille convergente dont le foyer serait au centre de la fovea. Cette lentille équivalente est appelée *œil réduit*; on peut l'utiliser pour tracer la marche des rayons et étudier l'optique de la vision en appliquant les lois simples de l'optique géométrique (figures **21** et **22**).

On sait que les lois de l'optique géométrique ne sont valables que pour des rayons proches de l'axe principal; le rôle de l'iris, comme celui du diaphragme dans un appareil photographique, est d'arrêter les rayons qui ne satisfont pas à cette condition.



3 VISION A L'INFINI (CAS DE L'ŒIL NORMAL²)

Nous voyons toujours nettement un objet très éloigné (objet dit *à l'infini*); d'après ce que nous venons de dire, un tel objet, s'il se trouve dans la direction de l'axe optique de l'œil, forme son image sur la fovea **21**.

4 VISION DES OBJETS PROCHES. ACCOMMODATION

● Mise en évidence de l'accommodation

Si, après avoir regardé un objet éloigné, on fixe brusquement un objet proche (à 2 mètres, par exemple), il faut un temps appréciable (de l'ordre d'une seconde) pour le voir nettement; c'est le temps pendant lequel l'œil réalise sa mise au point ou **accommodation**. Le flou fugitif de l'image s'explique de la façon suivante : quand nous regardons un objet à l'infini, son image se forme au foyer, sur la rétine; quand nous regardons ensuite un objet rapproché, l'image de celui-ci ne peut être nette qu'en arrière du foyer, donc en arrière de la rétine, et la rétine

1. Il est nécessaire, à l'occasion de ce chapitre, de revoir les parties essentielles du cours d'Optique.
2. On appelle *œil normal* un œil qui n'a pas de défaut optique (myopie, hypermétropie, astigmatisme).



ne recueille d'abord qu'une image floue; mais l'accommodation se réalise aussitôt : le foyer se déplace vers l'avant, donc la distance focale diminue et la convergence ($1/f$) augmente, de façon à amener l'image nette sur la rétine **22**.

Bien entendu, l'accommodation est d'autant plus forte que l'objet est plus proche; elle n'a lieu que pour des objets situés à moins de 60 mètres de l'œil (les objets plus éloignés forment leurs images dans la couche des cônes et des bâtonnets) et elle reste très faible jusqu'à 5 mètres.

● Mécanisme de l'accommodation

L'accommodation réalise une véritable mise au point. Dans les appareils photographiques, la mise au point se fait soit en reculant la plaque, pour l'amener dans le plan de l'image, soit en avançant l'objectif (qui tourne dans un pas de vis), pour amener l'image sur la pellicule. Ici, le mécanisme est différent.

L'accommodation est un phénomène involontaire et automatique, c'est-à-dire un **réflexe** (voir p. 77); diverses expériences ont montré qu'elle était due à un changement de forme du cristallin, dont la face antérieure accroît sa courbure. Citons la moins difficilement réalisable de ces expériences, l'expérience de Purkinje¹. Dans une pièce obscure, une bougie est placée, un peu de côté, devant l'œil d'une personne qui regarde un objet éloigné; un observateur peut voir 3 images sur l'œil du sujet : une image droite, donnée par la face antérieure de la cornée, miroir convexe; une image droite plus grande, donnée par la face antérieure du cristallin, également convexe; une image renversée, très peu lumineuse, donnée par la face postérieure du cristallin, miroir concave. Si le sujet regarde ensuite un objet rapproché, la deuxième image droite devient plus petite : la courbure de la face antérieure du cristallin augmente donc pendant l'accommodation **23**². On discute encore du mécanisme qui réalise cette déformation.

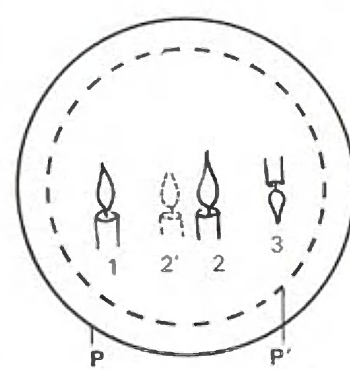
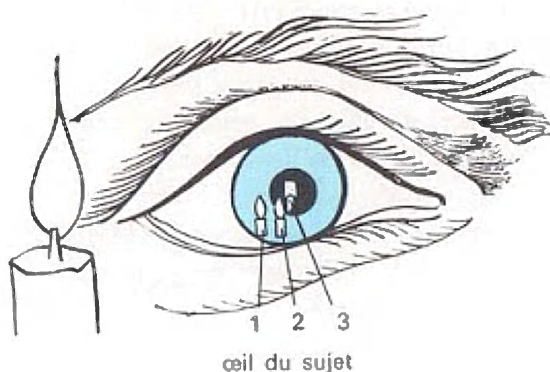
1. Purkinje, physiologiste tchèque (1787-1869). (Prononcer *Pourkinié*.)

2. L'image donnée par un miroir à surface courbe est en effet d'autant plus petite que la courbure est plus grande (regardez-vous dans le creux et dans le dos de cuillers à soupe de formes différentes).

Expérience de Purkinje.

- 23** 1 image donnée par la cornée.
 2, 2' image donnée par la face antérieure du cristallin.

- 3 image donnée par la face postérieure du cristallin.
 P, P' rétrécissement de la pupille accompagnant l'accommodation.



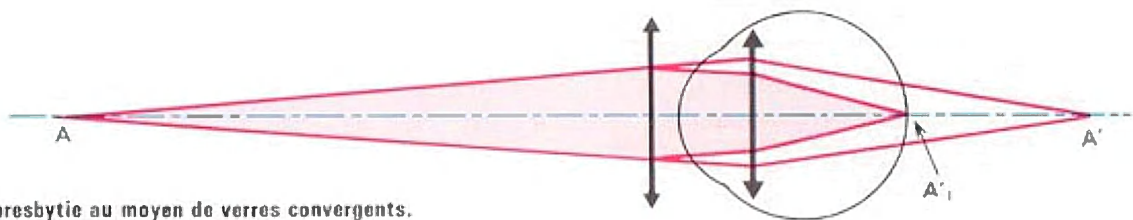
25

Correction de la presbytie au moyen de verres convergents.

A position d'un objet rapproché.

A' position de l'image sans verres.

A', position de l'image avec verres.



L'accroissement de la courbure de la région centrale du cristallin est accompagnée d'un léger aplatissement périphérique; mais, en même temps que la déformation du cristallin, il se produit un rétrécissement de la pupille, de sorte que la partie centrale du cristallin intervient seule dans la vision 24.

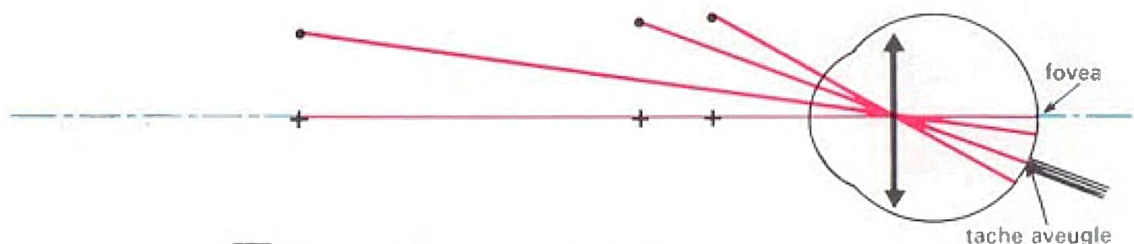
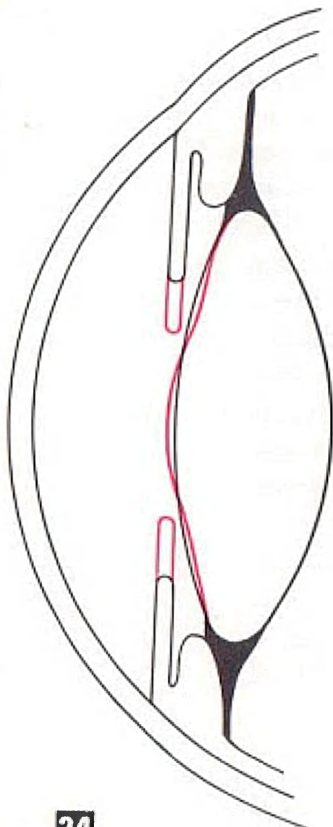
• Limite de l'accommodation. La presbytie

La déformation du cristallin est d'autant plus forte qu'on regarde un objet plus rapproché; toutefois, quand l'objet est arrivé à une certaine distance de l'œil, cette déformation ne peut plus s'accroître; si l'objet se rapproche encore, il ne peut plus être vu nettement. Cette distance, appelée **distance minimale de vision distincte**, est de 15 à 25 cm chez un adulte jeune, mais elle augmente constamment avec l'âge, en raison d'une diminution de la souplesse du cristallin (7 cm à 10 ans, 40 cm à 50 ans, un mètre à 60 ans). Les personnes âgées, qui ne peuvent plus lire un texte sans le tenir à bout de bras, sont atteintes de **presbytie** (du grec *presbutes*, vieillard); pour voir de près, elles doivent suppléer l'accommodation, devenue insuffisante, au moyen de verres convergents 25. La presbytie est donc le terme d'une évolution qui commence à la naissance, mais ne se fait pas à la même vitesse chez tous.

La presbytie atteint également les personnes dont les yeux présentent des anomalies optiques imposant le port de lunettes (ou de verres de contact). Le foyer d'un œil myope est en avant de la rétine, celui d'un œil hypermétrope n'accommodant pas est en arrière de la rétine. Un myope devenu presbyte ne peut plus regarder de très près, comme il le faisait lorsqu'il était jeune; un hypermétrope devenu presbyte cumule les inconvénients de l'hypermétropie et ceux de la presbytie.

24

Accommodation :
déformation du cristallin
et rétrécissement pupillaire.
en noir : sans accommodation.
en rouge : avec accommodation.



26

Explication de l'expérience de Mariotte.

1 EXCITATION DES CELLULES VISUELLES

● Excitabilité de la rétine. Sensibilité de la rétine à la lumière

Nous avons défini (page 42) l'excitabilité (on dit aussi la sensibilité) des muscles et des nerfs. Plus généralement, on dit qu'un être vivant (ou un tissu, ou une cellule) est *sensible* à un phénomène lorsque, sous l'action de ce phénomène (appelée *excitation*), il (ou elle) présente une modification définie (appelée la *réaction*). La rétine est sensible à la lumière parce que, lorsqu'elle reçoit de la lumière, il s'y produit certaines transformations chimiques et physiques qui, agissant à leur tour sur le nerf optique, puis sur le cerveau, ont pour conséquence les sensations visuelles.

Toute excitation de la rétine (même par un choc — voir *trente-six chandelles* — ou par l'action du courant électrique, au cours d'une intervention chirurgicale sur l'œil) donne naissance à une sensation de lumière. Cependant, normalement, les sensations lumineuses sont dues à l'action des vibrations électromagnétiques de longueur d'onde comprise entre 0,4 et 0,8 micron, appelées pour cette raison *radiations visibles* ou, tout simplement, lumière. Les radiations de longueur d'onde inférieure à 0,4 micron ou supérieure à 0,8 micron ne produisent pas de sensation de lumière : ce sont les radiations dites *invisibles*.

● Tache aveugle. Expérience de Mariotte

La lumière n'excite, dans la rétine, que les cônes et les bâtonnets; la partie de la rétine qui se prolonge directement par le nerf optique ne contient pas de cellules visuelles (voir l'expérience de Mariotte, page 54 et la figure 17, page 58) et n'est pas sensible à la lumière : nous ne voyons pas les objets qui forment leur image sur cette partie de la rétine, d'où son nom de *tache aveugle* 26.

● Mécanisme d'excitation des bâtonnets. Pourpre rétinien

On ne connaît bien que le mécanisme d'excitation des bâtonnets; ce mécanisme est *photochimique*, c'est-à-dire qu'il comporte une réaction chimique provoquée par la lumière.

Les bâtonnets, à l'obscurité, sont imprégnés d'une substance colorée, le *pourpre rétinien*; aussi la rétine d'un œil que l'on isole et que l'on ouvre à l'obscurité est-elle rose. La lumière décompose le pourpre rétinien et, pour cette raison, décolore la rétine; à l'obscurité, le pourpre se reconstitue dans les bâtonnets. L'alun empêche ces réactions d'avoir lieu et permet de réaliser l'expérience suivante : après un séjour à l'obscurité, un animal est placé devant une fenêtre à barreaux, vivement éclairée de l'extérieur; puis, rapidement, et à l'obscurité, on sacrifie l'animal, on prélève un œil, on le plonge quelques instants dans une solution d'alun, et on examine la rétine : elle montre l'image de la fenêtre, en blanc jaunâtre, coupée de traits roses parallèles qui correspondent aux barreaux.

La décomposition du pourpre rétinien excite les cellules visuelles, et donne ainsi naissance à des potentiels d'action (voir page 44), qui sont transmis aux cellules bipolaires et multipolaires de la rétine, puis se propagent sur les fibres du nerf optique jusqu'au cerveau.

Les cônes possèdent sans doute un mécanisme photochimique analogue à celui des bâtonnets mais, jusqu'à présent, ce mécanisme n'est pas aussi sûrement établi.

● Persistance des sensations visuelles

Un point lumineux qui se déplace en ligne droite ou sur un cercle apparaît comme une droite lumineuse ou un cercle lumineux, si son déplacement est suffisamment rapide; de même, une lumière régulièrement interrompue, ou affaiblie, plusieurs dizaines de fois par seconde, nous semble continue. Ces apparences sont dues à la *persistance des sensations visuelles* : une sensation ne cesse pas exactement en même temps que le phénomène extérieur qui lui a donné naissance; en d'autres termes, nous continuons de voir une lumière pendant un bref moment après qu'elle a disparu. On peut évaluer la durée de persistance des sensations visuelles : elle est d'environ un dixième de seconde.

La persistance des sensations visuelles est sans doute due au mécanisme photo-chimique d'excitation des cellules visuelles; les réactions chimiques, en effet, ne sont pas instantanées, et la reconstitution du pourpre rétinien demande un certain temps pour se réaliser; pendant ce temps, l'excitation des cellules visuelles continue d'avoir lieu, ainsi que la sensation qui en résulte.

2 VISION CENTRALE ET VISION PÉRIPHÉRIQUE

● Définitions

On appelle *vision centrale* la vision dans la partie du champ visuel vers laquelle nous dirigeons notre regard et dont l'image se forme sur la fovea (définition du champ visuel page 53). La *vision périphérique* (c'est-à-dire dans la périphérie du champ visuel) utilise la rétine extrafovéale.

● Acuité visuelle en vision centrale et en vision périphérique

L'*acuité visuelle* (ou *pouvoir séparateur* de l'œil) est le pouvoir de distinguer des points très proches les uns des autres; elle varie en sens inverse de la *limite de séparation*, distance angulaire de deux points que nous pouvons juste distinguer l'un de l'autre. La limite de séparation est de 1 minute en vision centrale, avec un bon éclairage (nous pouvons distinguer, à 10 mètres, 2 points écartés de 3 millimètres) et de 2 degrés ou plus en vision périphérique. L'acuité visuelle est donc plus grande en vision centrale; celle-ci permet une meilleure perception des détails.

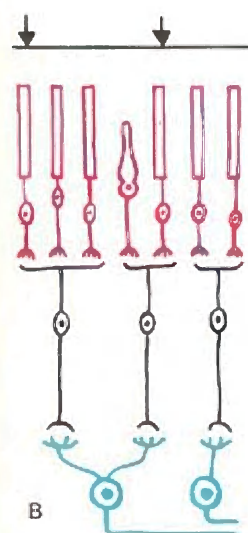
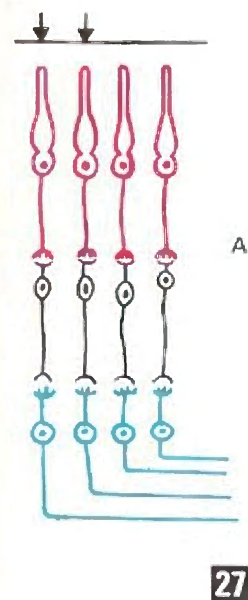
Cette différence d'acuité visuelle est due à une différence de structure. Les cônes de la fovea sont reliés aux fibres du nerf optique de telle façon que, lorsque deux cônes voisins sont excités, deux fibres du nerf entrent en activité (27 A); dans la rétine extrafovéale, au contraire, une ou quelques centaines de cellules visuelles sont reliées à une même fibre du nerf optique, et l'excitation de plusieurs de ces cellules met toujours la même fibre nerveuse en activité (27 B). L'image rétinienne, décomposée en éléments plus petits dans la fovea que dans la rétine extrafovéale, y est donc analysée de façon plus précise.

Si nous ne percevons pas nettement les formes des objets dans la périphérie du champ visuel, nous y percevons bien les mouvements, et un réflexe nous fait tourner la tête vers ce que nous voyons bouger sur le côté.

● Différence de sensibilité entre la vision centrale et la vision périphérique

La valeur de la sensibilité visuelle varie en raison inverse du *seuil*, éclairement le plus faible qui produise une sensation de lumière.

La rétine, en dehors même de la tache aveugle, n'a pas la même sensibilité sur toute son étendue et une expérience simple (page 54) permet de constater



que la sensibilité est plus grande en vision périphérique qu'en vision centrale. La raison de cette différence est, d'une part, que les bâtonnets sont plus sensibles que les cônes, et, d'autre part, qu'ils sont groupés, ainsi que nous l'avons vu ci-dessus. **En résumé**, nous avons, dans un champ visuel réduit, une vision précise mais demandant un éclairage suffisant, avec laquelle nous travaillons, et, dans un champ étendu, une vision floue, très sensible, qui nous permet de diriger utilement notre regard.

3 VISION DIURNE ET VISION CRÉPUSCULAIRE

● Définitions

Avec un bon éclairage, tel que celui de la lumière du jour, les objets nous apparaissent avec des contours nets, et nous voyons leurs couleurs : telle est la vision dite *diurne*. A une lumière faible, telle que celle du crépuscule, ou celle de la nuit en plein air, les contours sont imprécis et nous ne voyons pas les couleurs : tous les objets sont blancs, gris ou noirs; c'est alors la vision dite *crépusculaire* ou *nocturne*.

● Interprétation anatomique des différences entre la vision diurne et la vision crépusculaire

Nous avons déjà indiqué la différence de sensibilité entre les cônes et les bâtonnets; il en résulte que ce sont les bâtonnets de la rétine extrafovéale qui assurent la vision crépusculaire. C'est ce que confirme l'étude du pourpre rétinien; toutes les longueurs d'onde, en effet, n'agissent pas de façon égale sur le pourpre, mais la loi qui exprime cette action de la lumière sur le pourpre est la même que celle qui se rapporte à la sensibilité de la vision crépusculaire.

Le flou de la vision crépusculaire s'explique donc de la même façon que celui de la vision périphérique; l'absence de couleurs aux faibles éclairagements se comprend en admettant que les cônes, seuls, permettent la perception des couleurs.

La rétine humaine contient donc deux récepteurs sensoriels : un récepteur diurne, où les cônes jouent le rôle principal, qui permet de voir les détails et de percevoir les couleurs, et un récepteur nocturne, où les bâtonnets fonctionnent seuls, qui ne permet pas de voir les détails ni les couleurs. Ces deux récepteurs sont imbriqués, sauf dans la fovea, où il n'y a que des cônes; si le récepteur diurne fonctionne seul à une lumière vive, et le récepteur nocturne seul à une lumière très faible, il existe un large intervalle où cônes et bâtonnets fonctionnent à la fois.

Chez les animaux, il n'y a parfois que l'un des systèmes récepteurs; ainsi, certains animaux à mœurs nocturnes (Hiboux, Chauves-souris) n'ont que des bâtonnets, tandis que certains animaux diurnes n'ont que des cônes (Lézards, Couleuvres, Oiseaux de jour).

● Adaptation à l'obscurité

En passant d'une vive lumière à une lumière très faible, on ne voit d'abord rien (expérience page 54); mais la sensibilité de la rétine augmente beaucoup en quelques secondes, et il devient alors possible de voir malgré le faible éclairage. Tout se passe comme si le récepteur nocturne de la rétine ne pouvait fonctionner qu'après un moment d'adaptation : c'est là ce qu'on appelle l'*adaptation à l'obscurité*. Des expériences précises montrent que la sensibilité des bâtonnets continue à augmenter, de plus en plus lentement, lorsqu'on séjourne longtemps

à l'obscurité; l'adaptation est presque complète après quelques minutes, mais elle ne l'est tout à fait qu'au bout de plusieurs heures. La sensibilité de la rétine devient alors remarquable; en effet, un flux lumineux de 10^{-15} watt, pénétrant dans l'œil, peut être perçu; or, il faudrait à un flux de cette puissance 150 millions d'années pour accumuler une calorie. La sensibilité du récepteur nocturne est quatre fois plus grande chez le Chat; aussi celui-ci peut-il voir lorsque l'éclairement est trop faible pour l'œil humain.

L'adaptation à l'obscurité s'explique sans doute par l'accumulation du pourpre rétinien : les bâtonnets, dont le pourpre est totalement décomposé à une vive lumière, retrouvent leur sensibilité au fur et à mesure que le pourpre se reconstitue.

Chez certaines personnes, l'adaptation rétinienne à l'obscurité ne se fait pas; la vision crépusculaire est alors impossible et ces personnes sont pratiquement aveugles aux faibles éclaircissements. Ce défaut, appelé *héméralopie*, est dû à un manque de pourpre rétinien, lui-même causé par un manque de vitamine A; l'une des substances dont la combinaison forme le pourpre rétinien est, en effet, très proche de la vitamine A, et cette vitamine est habituellement le remède de l'héméralopie.

En même temps que l'adaptation de la rétine, il se produit une dilatation de la pupille, qui laisse la lumière pénétrer plus largement dans l'œil. Inversement, la pupille se rétrécit beaucoup à une vive lumière. Ces modifications du diamètre de la pupille, dues à la contraction des fibres musculaires contenues dans l'iris, sont, est-il besoin de le dire, involontaires. Il s'agit là d'un réflexe (voir p. 77) appelé *réflexe pupillaire*.

4 VISION DES COULEURS

• Les faits

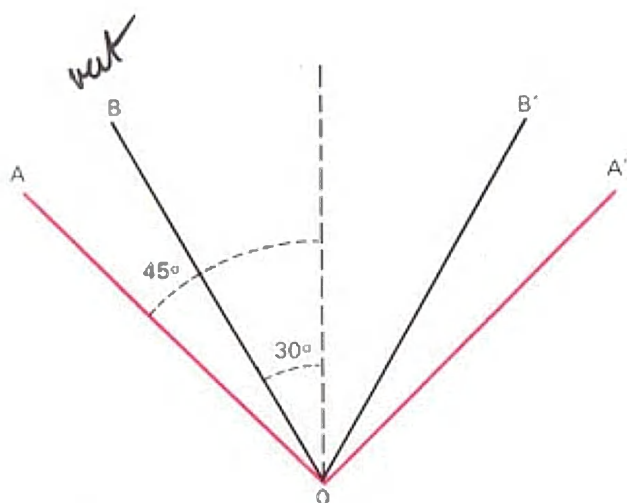
Les couleurs, qu'il s'agisse de celles de la lumière ou de celles des objets, dépendent de la nature des radiations qui atteignent la rétine : radiations émises par la source lumineuse dans le premier cas; radiations renvoyées par la surface des objets, dans le second cas.

On sait que nous ne distinguons les couleurs qu'en vision diurne. Par ailleurs, la perception des couleurs n'est pas uniforme dans tout le champ visuel; nous voyons toutes les couleurs dans le centre du champ, mais, dans des régions qui s'écartent du centre, elles cessent d'être perçues les unes après les autres. Des expériences précises ont montré que le vert disparaissait à 30° environ du centre, le rouge un peu plus loin, le bleu plus loin encore; au-delà de 45° , toute sensation de couleur est supprimée **28**.

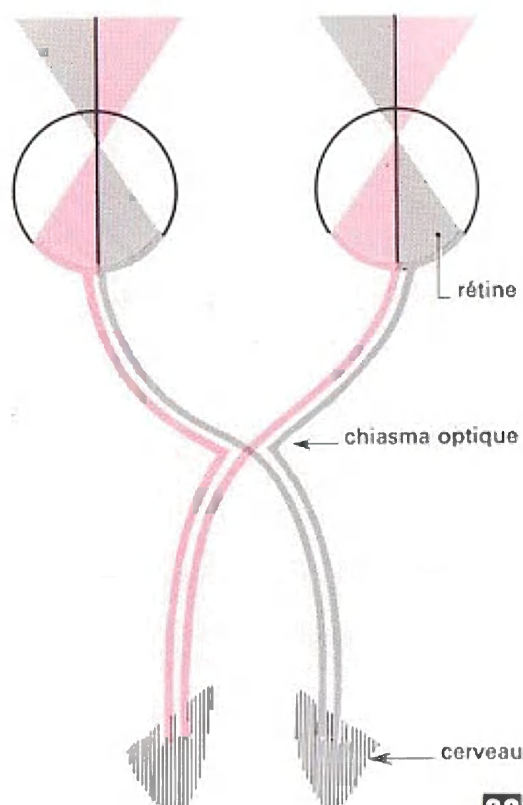
En rapprochant ces faits de ce que nous connaissons sur la sensibilité des cônes et des bâtonnets et sur leur répartition dans la rétine, on est conduit à penser — nous l'avons déjà dit précédemment — que la vision des couleurs est due au fonctionnement des cônes.

• Théorie de la vision des couleurs

On explique la vision des couleurs par la *théorie trichromatique*; celle-ci admet l'existence d'au moins 3 sortes de cônes qui seraient principalement sensibles à 3 couleurs dites *fondamentales* (rouge, vert et bleu). La reproduction des cou-



28 Champ de la vision des couleurs.
 BOB' : champ de perception complète des couleurs.
 OA, OA' : limites latérales de la perception des couleurs.



29

leurs (photographie, impression, télévision) est fondée sur le trichromatisme¹. La théorie trichromatique permet d'interpréter aisément les anomalies de la vision des couleurs; en particulier, le *daltonisme*², dont la forme la plus répandue consiste dans la confusion du rouge et du vert, est une vision des couleurs appauvrie, qui pourrait s'expliquer au moyen de deux fondamentales seulement.

5 ROLE DES NERFS OPTIQUES

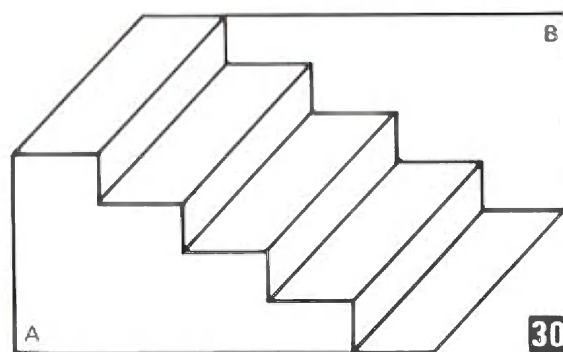
Les nerfs optiques transmettent au cerveau les excitations nées dans les rétines sous l'action de la lumière.

L'étude du champ visuel (page 53) montre que si, avec les deux yeux, nous voyons largement sur les côtés, il n'en est pas de même avec un seul œil : chaque œil permet de voir devant soi et sur un côté. Dans le milieu du champ, seulement, nous voyons avec les deux yeux; aussi le fonctionnement des deux nerfs optiques est-il nécessaire pour que le champ visuel soit symétrique et ait toute son extension.

Le chiasma optique est un croisement *partiel* des fibres du nerf optique : les demi-rétines gauches des deux yeux sont reliées au centre visuel de l'hémisphère cérébral droit, les demi-rétines droites à l'hémisphère cérébral gauche **29**.

1. Les trois couleurs fondamentales sont en principe quelconques, et les encres utilisées pour la reproduction en couleur sont le plus souvent rouges, jaunes, bleues (et noires). Regardez à la loupe ou au microscope (faible grossissement) un fragment de figure en couleurs.

2. Du nom de Dalton, chimiste anglais (1766-1844) qui, affecté de ce trouble de la vision des couleurs, en a donné une description précise.



6 ROLE DU CERVEAU DANS LA SENSIBILITÉ VISUELLE

Le cerveau joue un grand rôle dans la perception visuelle; ce que nous voyons ne dépend pas seulement de l'image rétinienne, mais aussi de l'activité de l'esprit. Ainsi, dans l'expérience de Mariotte, la partie « invisible » du champ visuel apparaît avec la couleur du fond et, si l'on a utilisé du papier imprimé, nous la voyons couverte de caractères d'imprimerie. Une même figure peut souvent être vue de deux façons différentes; par exemple, sur le dessin de la figure 30, on verra soit un escalier (plan A en avant), soit un plafond en gradins (plan B en avant); un effort ou une rotation de la figure de 180° permettent de passer d'une interprétation à l'autre.

La perception du relief fait également ressortir le rôle du cerveau dans la vision. En effet, elle dépend principalement de la différence entre les images formées sur les deux rétines, c'est-à-dire entre les excitations transmises au cerveau par les deux nerfs optiques. Les *illusions d'optique* ne dépendent pas de l'optique de l'œil, mais de l'activité psychique, donc du fonctionnement cérébral. Ainsi, les images rétinienne des lignes XY et X'Y' (figure 12 page 55) ne sont pas moins parallèles que celles des droites RS et R'S' (que nous voyons bien parallèles); de même, les segments MN et NP (figure 11 page 55) sont égaux comme les segments AB et BC.

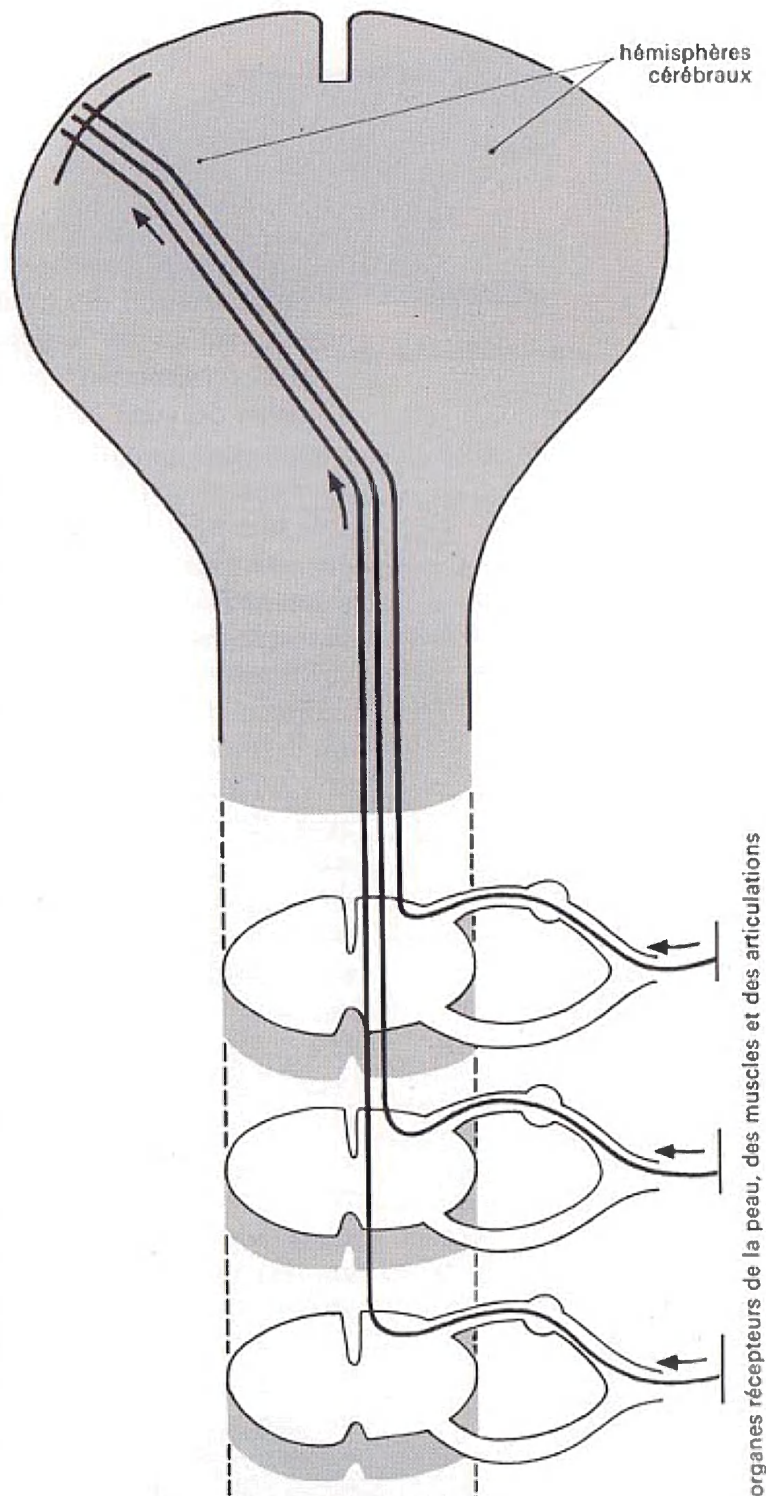
CONCLUSIONS SUR LA FONCTION VISUELLE

L'étude de l'appareil visuel et de la vision inspire de nombreuses réflexions. Nous ne ferons ici que deux remarques, qui nous semblent particulièrement importantes. La première se rapporte à l'œil; c'est un organe complexe, d'une grande perfection dans l'agencement de ses différentes parties, et dont le fonctionnement minutieux et précis, particulièrement dans la formation des images et l'accommodation, conditionne la valeur et la qualité de notre connaissance du monde extérieur. Notre seconde remarque se rapporte à la fonction visuelle elle-même; diverses observations, notamment l'expérience de Mariotte et les « *illusions d'optique* », montrent qu'il peut y avoir désaccord entre la réalité et ce que nous voyons; cette constatation relative à celui de nos cinq sens qui nous inspire peut-être la plus grande confiance a une grande portée philosophique.

VUE D'ENSEMBLE
SUR LES FONCTIONS SENSORIELLES

Les *fonctions sensorielles* nous donnent des *sensations* (*sensibilité consciente*). Chacune d'elles est assurée par un *appareil sensoriel*, comprenant un *récepteur*, des *voies nerveuses* (nerfs sensitifs), un *centre cérébral*. Les fonctions sensorielles sont la *vision*, l'*ouïe*, l'*odorat*, le *goût*, le *toucher*, la *sensibilité de posture* (qui nous renseigne sur les positions des différentes parties de notre corps); leurs récepteurs sont respectivement la rétine, l'oreille interne, la muqueuse des fosses nasales, les papilles gustatives de la langue, les corpuscules tactiles de la peau, enfin les organes sensibles contenus dans les muscles, tendons et articulations. Les voies nerveuses sont, pour les récepteurs sensoriels portés par la tête, des nerfs crâniens (optiques, auditifs, olfactifs, fibres nerveuses gustatives); pour les sensibilités tactile et de posture, elles empruntent les nerfs rachidiens (racine dorsale) et la moelle épinière **31**.

Souvent, une réaction involontaire (réflexe) n'est accompagnée d'aucune sensation; la sensibilité qui détermine une telle réaction est *inconsciente*. Inconsciente aussi est, en général, la sensibilité des viscères. Cette *sensibilité* joue cependant un grand rôle, car elle contribue à régler continuellement l'activité des organes, par l'intermédiaire du système nerveux végétatif (voir page 105). La sensibilité viscérale devient consciente dans le cas des maux d'estomac, des douleurs intestinales, etc.



31 Voies de la sensibilité tactile et de la sensibilité de posture. (Les neurones n'ont pas été figurés)

5. Rôle du système nerveux dans le comportement moteur

Le comportement moteur d'un animal est l'ensemble des mouvements qu'il accomplit.

La réalisation des mouvements, chez l'Homme et chez les animaux, met en jeu le squelette, les muscles et le système nerveux.

Nos mouvements peuvent être volontaires ou involontaires. Chacun de nous sait bien, par son expérience subjective, qu'un *mouvement volontaire* est celui qui a été précédé de l'intention de l'exécuter. Les *mouvements involontaires* ou *réflexes* sont ceux qui ont lieu sans intervention de la volonté, sans intention de les exécuter, comme ceux de la respiration, ou le geste d'une personne endormie qui chasse une mouche de son visage. Ces exemples sont très clairs; cependant, dans certains cas, un examen attentif fait apparaître plus délicate la distinction entre mouvements volontaires et mouvements involontaires. Voici un exemple : en travaillant, je prends « machinalement » la plume et j'écris; certes, je n'ai pas *voulu* prendre la plume, je n'ai pas non plus *voulu* faire avec mes doigts les mouvements grâce auxquels j'ai tracé des mots déterminés; cependant, j'ai *voulu* écrire, et écrire certains mots; l'intention, ici, a été suivie du déroulement d'un mécanisme, c'est-à-dire d'une succession de mouvements automatiques, involontaires, d'une succession de réflexes.

Les animaux vont et viennent de façon spontanée ; cependant, leurs mouvements sont constamment influencés par des stimulations que leur apportent leurs organes des sens, et peut-être commandés par des stimulations provenant de leur organisme même. Ainsi, une grenouille saute souvent, apparemment sans raison; mais la dessiccation de certaines parties de sa peau — si elle est à l'air — ou de très faibles bruits transmis par le liquide — si elle est dans l'eau — suffisent à déterminer des réflexes. Autre exemple : un chien marche au hasard; il est sans doute poussé à se déplacer par des stimulations provenant de son appareil digestif ou de ses organes reproducteurs; il cherche, sans le savoir, de la nourriture ou un partenaire sexuel; d'ailleurs, tout en se déplaçant, il flaire, et une odeur — imperceptible pour nous, en général — suffit pour orienter ses déplacements vers un but défini. Ainsi, le comportement des animaux et l'activité de l'Homme font également apparaître l'importance des réflexes.

d'un animal

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE RÉFLEXES CHEZ LA GRENOUILLE :

Nous vous demandons de faire toutes les expériences décrites aux paragraphes 1 et 2 ci-après. Souvent, vous devrez les répéter plusieurs fois pour bien en comprendre les résultats.

1 DÉFINITIONS ET TECHNIQUES

● Mouvements spontanés et mouvements réflexes

Pincez un doigt d'une patte postérieure d'une grenouille : elle saute, comme pour fuir. Mais une grenouille saute souvent, et elle aurait peut-être justement sauté à ce moment-là sans que l'on ait pincé un doigt. Touchez légèrement la cornée d'un œil : un instant la grenouille rétracte l'œil et ferme la paupière ; mais il arrive aussi qu'une grenouille cligne d'un œil sans raison apparente.

Les *mouvements spontanés* sont ceux qu'un animal exécute sans y être apparemment conduit par une cause extérieure. Ainsi, une grenouille saute et se déplace spontanément. Si l'on détruit le cerveau (voir page 72) (nous disons bien le cerveau, et non l'encéphale) la posture reste normale **1**, mais la grenouille ne saute presque plus jamais de façon spontanée ; elle reste plusieurs minutes ou plusieurs heures à l'endroit où on l'a posée. Cependant, chaque fois que l'on pince un doigt d'une patte, la grenouille décérébrée saute aussitôt. Ce mouvement suit automatiquement l'excitation (le pincement de la patte) comme font les mouvements involontaires qui, chez l'Homme, répondent à une action extérieure, et que l'on appelle *réflexes* (voir page 77). Ainsi, il y a chez la Grenouille, comme chez l'Homme (et chez tous les animaux), des mouvements réflexes, et nous pouvons essayer de connaître le rôle des différentes parties du système nerveux dans ces mouvements.



1

Posture d'une grenouille normale.

● Réflexes médullaires ou spinaux

- Si l'on détruit l'encéphale d'une grenouille (voir ci-après), sans toucher à la moelle épinière, on obtient ce que l'on appelle une *grenouille spinale*. Une telle grenouille n'a pas la même posture qu'une grenouille normale ; elle reste étendue là où on la pose

2, et, mise sur le dos, elle ne se retourne pas. Si l'on touche la cornée, on n'observe pas de clignement d'œil. Mais, si l'on pince un doigt de l'une des pattes postérieures, il se produit un mouvement de cette patte, ou des deux : brusque extension des pattes quand elles sont fléchies ; flexion, lorsqu'elles sont allongées, que la grenouille soit posée ou suspendue.

- Si, maintenant, on détruit la moelle épinière, la grenouille devient tout à fait flasque et n'a plus aucun réflexe. Certains réflexes n'existent donc que si une partie de l'encéphale, au moins, est conservée, tandis que d'autres se réalisent sans l'encéphale, à condition que la moelle épinière soit intacte. Ces derniers sont appelés *réflexes médullaires* ou *spinaux*, et nous allons les étudier plus longuement (paragraphe 2 ci-après).

2



Posture d'une grenouille spinale. Comparez avec la figure 1

● Préparation d'une grenouille décérébrée ou spinale

La figure 3 est la photographie d'une partie de l'axe cérébro-spinal en place dans le corps de l'animal.

- Pour détruire l'encéphale, ou une partie de l'encéphale, il faut introduire une aiguille dans la cavité crânienne, sur le plan de symétrie, et la balancer d'un côté à l'autre pour couper l'axe nerveux ; on dirige ensuite l'aiguille vers l'avant pour détruire la partie de l'axe cérébro-spinal située en avant de la section.

Ces opérations doivent naturellement être réalisées sous anesthésie. Pour anesthésier une grenouille, il suffit de la placer sous un cristalliseur retourné, à côté d'un tampon de coton imbibé d'éther ; elle est anesthésiée lorsqu'elle ne se tient plus dans sa posture habituelle, et ne réagit plus aux actions qu'on lui fait subir. Bien entendu, il faut attendre le réveil complet (environ une heure) pour faire des expériences sur la grenouille opérée.

- Si l'on veut détruire le cerveau (préparation d'une grenouille décérébrée), l'aiguille doit pénétrer dans le crâne à peu près sur la ligne transversale tangente aux bords postérieurs des deux iris 4 (A). Pour détruire entièrement l'encéphale (préparation d'une grenouille spinale), introduire l'aiguille environ un ou deux millimètres en arrière de la ligne qui joint les bords postérieurs des tympans 4 (B).

Malgré les points de repère, les destructions ne sont pas limitées de façon précise ; c'est une des raisons pour lesquelles les expériences doivent être répétées sur plusieurs grenouilles.

- Pour détruire la moelle épinière sur une grenouille spinale, introduire l'aiguille au même endroit que précédemment 4 B, la diriger vers l'arrière et l'enfoncer dans le canal rachidien, jusqu'à l'extrémité de ce canal.

2 ÉTUDE DES RÉFLEXES MÉDULLAIRES

Les expériences qui suivent se font sur des grenouilles spinales, suspendues par une mâchoire 5. Pourquoi des grenouilles spinales, et pourquoi les suspend-on ? Le paragraphe précédent et la suite du présent paragraphe vous permettront de répondre à ces questions.

● Observation et analyse du réflexe de flexion d'une patte

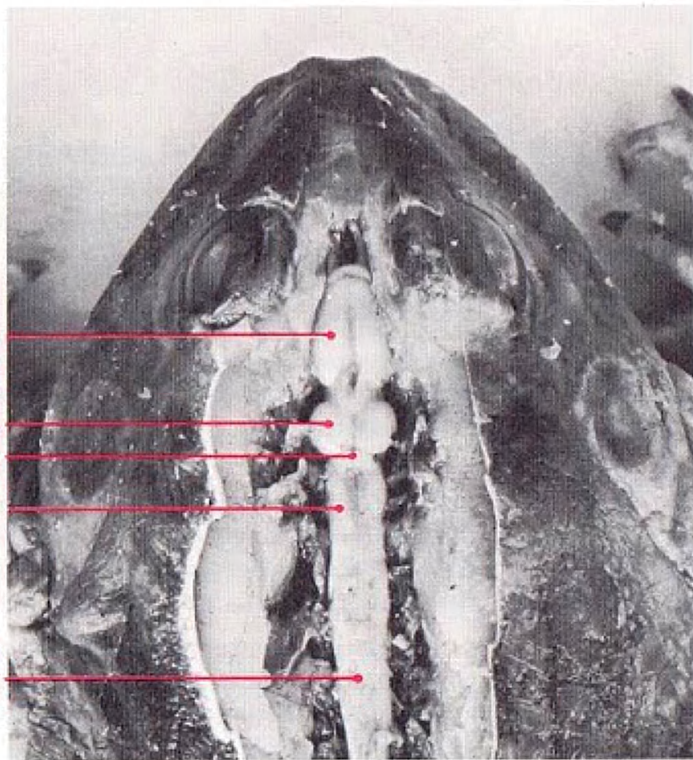
- Pincez un doigt d'une patte postérieure, ou trempez-le dans de l'eau légèrement acidulée : la patte fléchit 6 plus ou moins complètement. (Recommencer plusieurs fois l'expérience.) Un tel mouvement paraît simple, et on est tenté de l'appeler « réflexe simple ». Cependant, observez bien les différentes parties de la patte (cuisse, jambe, pied, orteils), le mouvement de chacune d'elles, et la succession de ces mouvements. Essayez de vous représenter combien de muscles entrent en jeu ici, lesquels se contractent et lesquels, au contraire, se relâchent (muscles antagonistes, page 35).

● Recherche des éléments anatomiques intervenant dans le réflexe de flexion

- Trempez le même orteil que précédemment pendant quelques secondes, dans un petit récipient contenant de l'éther, et pincez-le ensuite : aucun mouvement ne se produit. Pincez alors un orteil voisin ; la patte fléchit. Après 4 ou 5 minutes, pincez à nouveau l'orteil qui avait été trempé dans l'éther : la patte fléchit.

Quelle est l'action de l'éther sur l'orteil de la grenouille ? Pourquoi l'action de l'éther supprime-t-elle le réflexe de flexion de la patte ? Pourquoi l'effet de l'éther ne se fait-il plus sentir au bout de quelques minutes ? Pour vous aider à répondre à ces questions, faites l'expérience suivante : placez un tampon de coton imbibé d'éther, pendant une dizaine de secondes, sur la peau d'un de vos doigts ; piquez ensuite cet endroit de la peau, et piquez-le à nouveau après plusieurs minutes.

Les expériences relatées jusqu'ici sur les réflexes médullaires, y compris la destruction de la moelle épinière, ont fait apparaître 3 éléments (ou groupes d'éléments) anatomiques intervenant dans les réflexes de flexion des pattes postérieures. Quels sont ces éléments anatomiques ? Pensez-vous qu'ils soient reliés les uns aux autres ? Dans l'affirmative, faites un schéma pour représenter les relations qui doivent exister, selon vous, entre ces éléments anatomiques. Que votre réponse soit affirmative ou négative, donnez les raisons qui justifient votre opinion.



3



4

Réflexe de flexion unilatéral.

● Extension de la réponse réflexe avec des excitations d'intensité croissante

Dans un petit récipient, on met de l'eau ordinaire à la température de la salle. On trempe dans cette eau l'un des orteils d'une grenouille spinale; puis on ajoute à l'eau quelques gouttes d'acide acétique, et on trempe à nouveau le même orteil; on continue à augmenter progressivement la concentration de l'acide, et, pour chaque concentration, on essaie l'eau acidulée sur le même orteil (entre deux essais, il faut laver l'orteil à l'eau ordinaire et l'essuyer, pour éviter l'action destructive de l'acide sur la peau). Au cours de cette série d'essais, il ne commence à se produire une réaction que lorsque la concentration de l'eau acidulée atteint une certaine valeur (*seuil d'excitation*); la réaction est alors très faible: flexion de l'orteil excité (le réflexe est dit *localisé*). Quand on augmente la concentration, le pied fléchit, puis la patte entière (réflexe dit *unilatéral*: figure 6).



Expliquez par écrit, en vous aidant de la figure 7, comment on peut comprendre que l'excitation d'un orteil produise la flexion de la patte.

Avec des concentrations plus fortes, deux pattes réagissent simultanément, soit les deux pattes postérieures, qui fléchissent ensemble (réflexe dit *symétrique*), soit la patte postérieure et la patte antérieure du même côté. Avec des concentrations plus fortes encore, des mouvements se produisent aux quatre pattes (réflexe dit *irradié*) 8, puis des muscles du tronc se contractent aussi (réflexe *généralisé*), et la grenouille s'agite parfois assez vigoureusement pour se détacher.

Avec de l'eau ordinaire, dont on élève progressivement la température, on peut faire les mêmes observations qu'en employant l'eau acidulée.

Si, avec de forts ciseaux, on coupe la colonne vertébrale juste en arrière des pattes antérieures (fig. 4 (C) page 73), celles-ci ne sont plus jamais mises en mouvement par l'excitation d'un orteil; cependant, dans ce cas, l'eau acidulée (ou chaude) peut provoquer des mouvements des deux pattes antérieures, lorsqu'elle agit sur l'une d'elles.

Au moyen de deux schémas, représentez les relations anatomiques qui peuvent permettre de comprendre :

- a. le réflexe symétrique;
- b. l'extension du réflexe aux pattes antérieures, à la suite de l'excitation d'un orteil.

● **Recherche plus complète des éléments anatomiques participant au réflexe de flexion des pattes postérieures**

- a. On prépare de l'eau acidulée (ou de l'eau chaude) qui, en agissant sur un orteil de l'un ou l'autre pied, produit le réflexe symétrique des pattes postérieures.
- b. On coupe le nerf sciatique gauche dans la cuisse.
- c. On trempe un orteil du pied gauche dans l'eau acidulée (ou l'eau chaude) préparée au

paragraphe a ci-dessus : aucun mouvement ne se produit. On trempe alors dans le même liquide un orteil du pied droit : les deux pattes postérieures fléchissent en même temps; cependant, *le pied et les orteils* de la patte gauche sont inertes.

Recommencée sur plusieurs grenouilles spinales, cette expérience a toujours fourni les mêmes résultats. En utilisant ces données, représentez par deux schémas :

- a. les relations anatomiques existant entre les récepteurs sensoriels de la peau des orteils, la moelle épinière et les muscles fléchisseurs du pied;
- b. les relations anatomiques existant entre les récepteurs sensoriels de la peau des orteils, la moelle épinière et les muscles fléchisseurs de la jambe ou de la cuisse.

Dans les deux schémas, indiquez quelles sont les connexions établies par le nerf sciatique.

● **Autres réflexes médullaires de la Grenouille**

Une grenouille spinale étant suspendue à un crochet ou posée sur un plan horizontal, on place un petit morceau de papier filtre imbibé d'eau acidulée sur l'une des cuisses, ou sur le ventre, ou sur le dos. Il se produit des mouvements, notamment des pattes, mais ces mouvements dépendent de la position du morceau de papier; ils sont appropriés à chaque cas : les pattes viennent frotter l'endroit où se trouve le morceau de papier 9, dont la grenouille réussit, en général, à se débarrasser. Si on touche la peau en un endroit déterminé, avec une baguette de verre trempée dans l'eau acidulée, les pattes viennent également frotter l'endroit ainsi excité (*réflexe d'essuyage*).

En faisant la même expérience sur une grenouille normale et sur une grenouille décérébrée, on voit, dans les deux cas, l'animal se débarrasser prestement du morceau de papier imbibé d'eau acidulée. Le résultat est obtenu plus rapidement que chez la grenouille spinale, parce que les mouvements sont plus précis. Vous n'en êtes sans doute pas surpris, tout au moins pour la grenouille

normale. Mais, vous attendiez-vous à ce que ces mouvements se produisent aussi chez une grenouille spinale ?

Que pouvez-vous conclure, de ces expériences, sur le rôle des réflexes médullaires et sur le mécanisme qui les réalise ? Pensez-vous que les réflexes médullaires soient les mêmes chez une grenouille spinale et chez une grenouille normale ou décérébrée ? Pensez-vous que l'encéphale joue un rôle dans l'accomplissement des réflexes médullaires ? Dans l'affirmative, quel est, selon vous, ce rôle ? Toutes les parties de l'encéphale de la grenouille ont-elles la même importance à cet égard ?

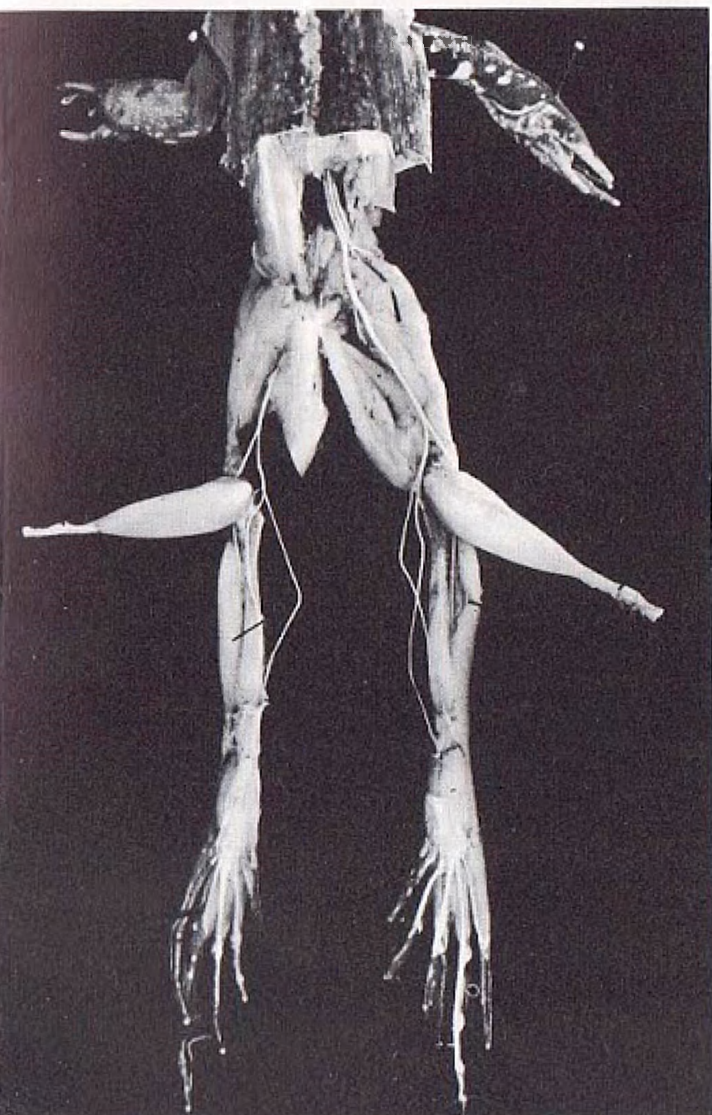
Dans tous les cas, justifiez votre réponse au moyen des expériences ci-dessus.

NOTION DE RÉFLEXE CONDITIONNEL
D'APRÈS DES TEXTES DE PAVLOV

L'introduction de nourriture, ou d'un acide, dans la gueule d'un chien, déclenche la salivation. Ce sont là des réflexes semblables à ceux qui ont été étudiés précédemment ; ils se produisent la première fois que de la nourriture, ou un acide, vient en contact avec la muqueuse de la langue. L'arc réflexe 1 (dont le centre est, notons-le, dans le bulbe rachidien, non dans la moelle épinière) existe chez tous les chiens et est établi dès la naissance de l'animal ; c'est pourquoi de tels réflexes sont appelés **réflexes innés**.

1. Voir la définition de l'arc réflexe, page 77.

7 Ramification du nerf sciatique dans la patte de la Grenouille.



Réflexe irradié.

Réflexe d'essuyage.
(En gris : papier imbibé d'acide.)



Il existe d'autres réflexes, dont l'étude a d'abord été développée, chez le Chien, par le physiologiste Pavlov et ses élèves¹ ; on les nomme **réflexes conditionnels**² parce qu'ils n'existent et ne se maintiennent que sous certaines conditions. L'excitant qui produit un réflexe conditionnel est appelé *excitant conditionnel*, celui qui provoque un réflexe inné est appelé *excitant absolu*.

Lisez les 3 textes suivants, extraits des œuvres de Pavlov et rapportant des expériences sur les réflexes conditionnels. Répondez ensuite aux questions posées à propos de ces textes.

Textes

1. « A plusieurs reprises, nous avons fait entendre à un chien les battements d'un métronome, et nous lui donnions immédiatement à manger (c'est-à-dire que nous déclenchions le réflexe alimentaire inné). Après quelques répétitions, le métronome seul provoquait la salivation et les mouvements correspondants (l'animal se tournait vers le côté d'où il recevait habituellement la nourriture, et se léchait les babines). »

2. « On place un chien dans une pièce obscure et, à un moment donné, on allume brusquement une lampe électrique ; au bout d'une demi-minute, et pendant la demi-minute qui suit, on donne à manger au chien. On répète cela plusieurs fois. A la longue, la lumière, jusque-là indifférente pour l'animal et n'ayant aucune action sur les glandes salivaires, devient, par la répétition de sa coïncidence avec la nourriture, un excitant de ces glandes : chaque fois que jaillit la lumière électrique, on observe la salivation. »

1. Ivan Pavlov (1849-1936). Physiologiste russe. Prix Nobel de Médecine et Physiologie en 1904 pour ses travaux sur la digestion. Il a entrepris ensuite une étude systématique des réflexes conditionnels, dans le but d'élucider les mécanismes de l'activité nerveuse supérieure (c'est-à-dire de l'activité cérébrale).

2. On dit aussi réflexes *conditionnés* ou *acquis*.

3. « Versons dans la gueule d'un chien une solution faible d'un acide quelconque. Cela provoque habituellement une réaction défensive : la solution est rejetée par de brusques mouvements de la bouche, la salive est déversée en abondance dans la cavité buccale (et ensuite au-dehors), l'acide introduit s'en trouve dilué, et la muqueuse débarrassée. Voyons maintenant une autre expérience. Plusieurs fois de suite, juste avant d'introduire de l'acide dans la gueule du chien, soumettons l'animal à l'action d'un agent externe quelconque, par exemple un certain bruit. Il suffira ensuite de produire ce bruit seul pour que se reproduise la même réaction : mêmes mouvements de la bouche et même écoulement de salive. »

Questions

Répondez par écrit.

a. Quel est, dans chacune des trois expériences, l'excitant absolu ? Sur quel récepteur sensoriel agit-il ? Quelle réaction provoque-t-il ?

b. Quel est, dans chacune des trois expériences, l'excitant conditionnel ? Sur quel récepteur sensoriel agit-il ?

c. Quelle est habituellement la réaction (ou quelles sont habituellement les réactions) d'un chien entendant brusquement un bruit nouveau ou voyant une lampe s'allumer ?

d. Quelles réactions produisent le son et la lumière dans les expériences décrites par Pavlov ?

e. Comment Pavlov a-t-il obtenu dans ces expériences qu'un son ou une lumière produisent de telles réactions ?

f. Lorsque, pour créer un réflexe conditionnel nouveau, Pavlov associait un excitant absolu à une stimulation auditive ou visuelle, cette stimulation précédait-elle ou suivait-elle l'action de l'excitant absolu ?

Lisez maintenant les pages 81 à 83 ; vous indiquerez ensuite, par écrit, les principaux caractères (citez-en au moins deux) qui distinguent les réflexes conditionnels des réflexes innés. Dites aussi à quelles conditions un excitant primitivement sans rapport avec la sécrétion salivaire peut devenir un excitant conditionnel de la salivation.

Les expériences des pages 71 à 76 vous ont appris à distinguer réflexes et mouvements spontanés et vous ont demandé de réaliser une étude expérimentale de réflexes chez la Grenouille.

Les lignes suivantes vous donneront de nouveaux exemples de réflexes et en feront une étude plus complète.

NOUVEAUX EXEMPLES DE RÉFLEXES

Vos paupières se baissent rapidement quand un projectile s'approche de votre visage, votre main se retire très vite quand vous touchez par mégarde un objet brûlant. La contraction des muscles des paupières, dans le premier cas, est provoquée par l'image du projectile sur la rétine; celle des muscles du bras, dans le second cas, par l'action de la chaleur sur les récepteurs sensoriels de la peau. Il s'agit de *mouvements involontaires* ou *réflexes*. Citons encore la toux qui se produit lorsqu'un corps étranger irrite la muqueuse de la trachée-artère, et le *réflexe rotulien* : si, la jambe étant fléchie et pendante, on frappe un coup sec sur le ligament qui rattache la rotule au tibia, il se produit une extension de la jambe et le pied est porté en avant (voir cours de Troisième).

Nous accomplissons sans y penser, automatiquement, parfois même contre notre volonté, nombre de mouvements : ce sont tous des réflexes. *Ces réflexes agissent sur des muscles; il en est d'autres qui agissent sur des glandes et provoquent des sécrétions; ainsi, on pleure en épluchant des oignons : la cause de ces larmes (sécrétion des glandes lacrymales) est un réflexe, déterminé par l'irritation de la cornée sous l'action de certaines substances qui se dégagent des écailles.*

De nombreux réflexes existent et peuvent être observés chez l'Homme; mais l'étude des réflexes oblige à réaliser des expériences pour lesquelles on doit utiliser des animaux (exemple : étude expérimentale de réflexes chez la Grenouille, pages 71 à 75).

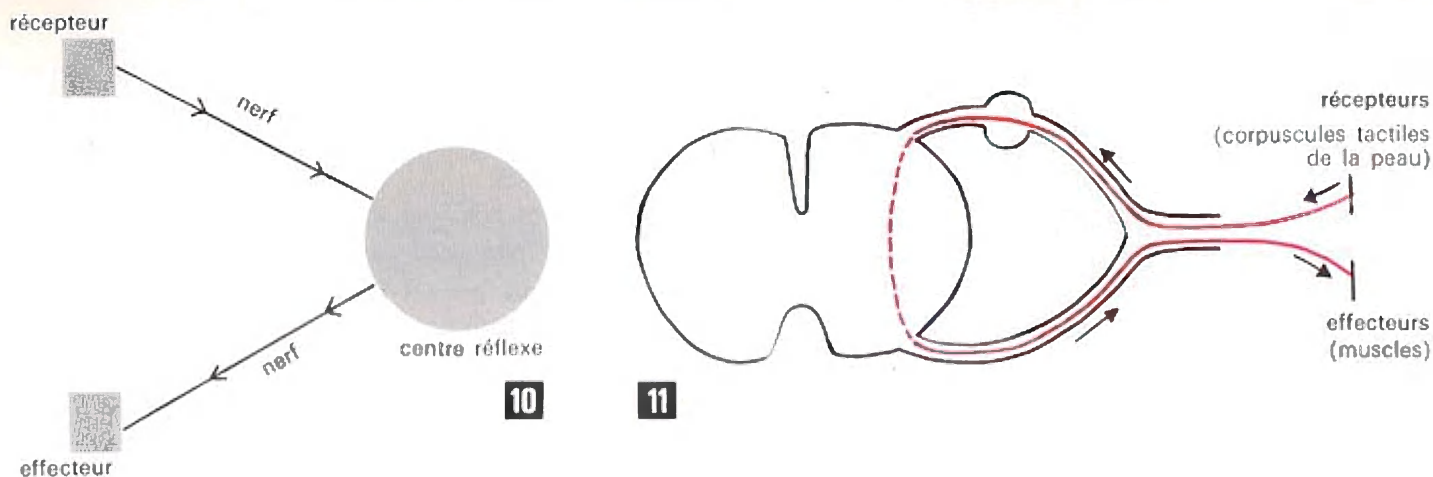
INTERPRÉTATION ANATOMIQUE DES RÉFLEXES

1 DÉFINITION D'UN ARC RÉFLEXE ET DE SES ÉLÉMENTS

Chez la Grenouille comme chez l'Homme, ou chez n'importe quel animal, un réflexe est toujours déterminé par *l'excitation* d'un *récepteur sensoriel*; l'excitation peut d'ailleurs atteindre plusieurs récepteurs à la fois (par exemple, plusieurs corpuscules tactiles dans une même région de la peau). Le réflexe n'a lieu que si l'excitant atteint une valeur suffisante, appelée *seuil d'excitation* pour le réflexe considéré.

L'organe (muscle ou glande) par lequel se manifeste l'effet de l'excitation est appelé *l'effecteur*. Plusieurs effecteurs peuvent réagir à la même excitation; par exemple, quand le réflexe est un mouvement, plusieurs muscles y participent.

L'excitation est transmise du récepteur à l'effecteur par l'intermédiaire de l'axe



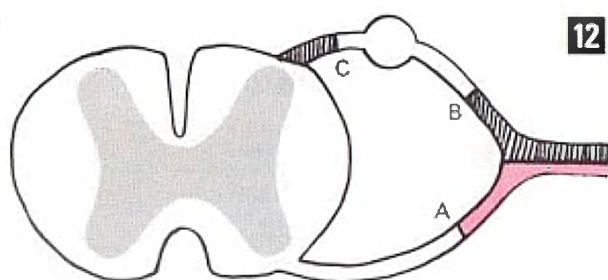
cérébro-spinal; si l'on détruit une certaine partie de cet axe, le réflexe ne se produit plus. Quand l'excitation est transmise à plusieurs effecteurs (par exemple, à plusieurs muscles), la dispersion de l'excitation vers les effecteurs se réalise à partir de cet organe nerveux, qui est appelé le centre nerveux du réflexe, ou, plus brièvement, le *centre réflexe*.

L'excitation est transmise du récepteur au centre, et de celui-ci à l'effecteur, par des conducteurs nerveux, c'est-à-dire par des nerfs; le nerf centrifuge (par lequel l'influx nerveux *s'éloigne* du centre) est un nerf *moteur* si le réflexe est un mouvement, un *nerf sécrétoire* si le réflexe est une sécrétion. Le trajet de l'influx nerveux, du récepteur à l'effecteur, est appelé *arc réflexe*; la figure 10 est le schéma d'un arc réflexe sous sa forme la plus générale. Cette figure permet de comprendre l'origine du mot réflexe : le centre nerveux renvoie l'influx nerveux comme un miroir renvoie la lumière; il « réfléchit » vers l'effecteur l'influx nerveux qui provient du récepteur sensoriel. (Cette comparaison remonte au 18^e siècle, ainsi que l'appellation « réflexe ».)

2 ARCS DES RÉFLEXES MÉDULLAIRES

Les réflexes médullaires sont ceux qui ont leur centre dans la moelle épinière; ils persistent, chez les animaux, après destruction de l'encéphale; on peut les étudier, par exemple, chez la Grenouille spinale (voir page 72). Il en existe également chez l'Homme, et des observations cliniques ont montré que le réflexe rotulien était un réflexe médullaire.

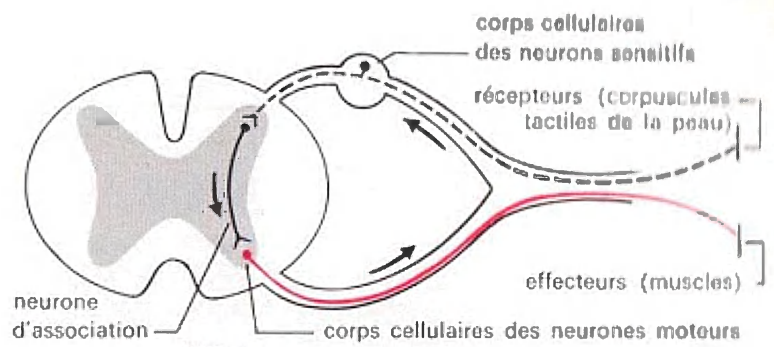
Les récepteurs sensoriels et les muscles qui interviennent dans les réflexes médullaires sont rattachés à la moelle épinière par des nerfs rachidiens. Les nerfs rachidiens sont à la fois sensitifs et moteurs, mais leurs racines antérieures sont motrices et leurs racines postérieures sensibles (on peut le constater en coupant les unes ou les autres); en d'autres termes, les récepteurs sont reliés à la moelle par les fibres nerveuses, dites *sensitives*, qui empruntent les racines postérieures des nerfs rachidiens; et la moelle est reliée aux muscles par les fibres, dites *motrices*, des racines antérieures 11.



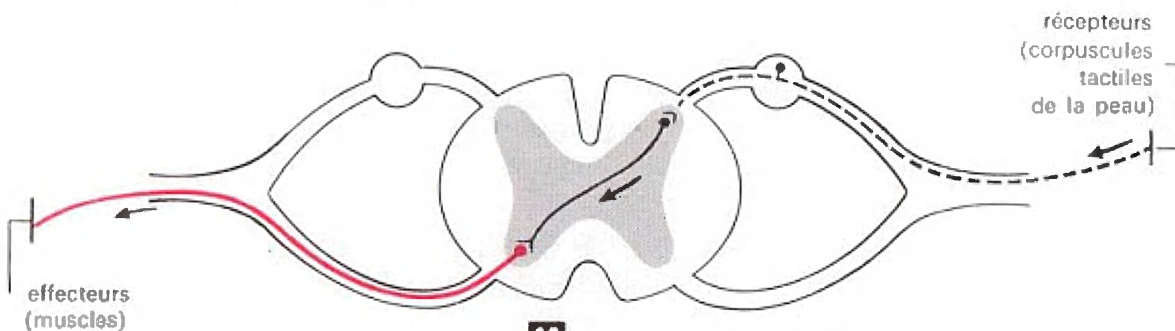
Grâce à la dégénérescence wallérienne (voir page 40) qui suit la section d'un nerf, on peut préciser mieux encore le schéma de l'arc réflexe. En effet, si l'on coupe une racine antérieure, les fibres dégèrent toujours vers la périphérie 12 (A); les corps cellulaires qui leur correspondent se trouvent donc dans la moelle épinière, et on a pu reconnaître que ce sont les grands neurones multipolaires des cornes antérieures de la substance grise; ces neuro-

nes sont appelés *neurones moteurs*. Si l'on coupe une racine postérieure, les fibres dégénèrent vers la périphérie ou vers la moelle, selon que la section est effectuée entre le ganglion spinal et la jonction des racines **12** (B), ou entre le ganglion et la moelle **12** (C); ces fibres ont donc leurs corps cellulaires dans le ganglion spinal : il s'agit des neurones en T, qui sont des *neurones sensitifs*.

On sait aussi qu'en général les neurones sensitifs ne sont pas directement en contact avec les neurones moteurs; la durée de parcours de l'arc réflexe par l'influx nerveux (quelques millisecondes) montre en effet que l'influx doit franchir, le plus souvent, au moins deux synapses; des *neurones d'association* sont alors intercalés entre les neurones sensitifs et les neurones moteurs, même quand récepteurs et effecteurs reçoivent des fibres du même nerf **13**. D'autres neurones d'association interviennent dans un réflexe plus étendu : réflexe unilatéral intéressant toute une patte (les divers muscles reçoivent des fibres motrices provenant de plusieurs nerfs rachidiens successifs), réflexe symétrique **14**, irradié ou généralisé **15**. Bien entendu, les divers neurones représentés sur les figures **13**, **14** et **15** existent en même temps, et en très grand nombre, à tous les niveaux de la moelle épinière.

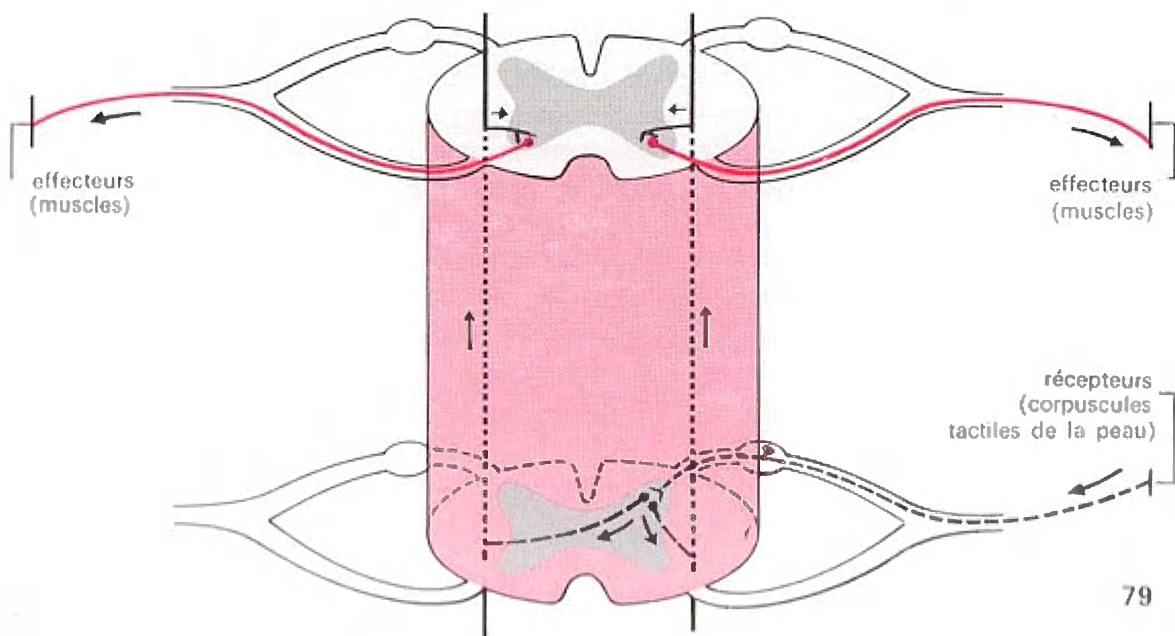


13 Arc réflexe (réflexe médullaire irradié ou généralisé).



14 Arc réflexe croisé (réflexe symétrique).

15 Arc réflexe (réflexe médullaire unilatéral localisé).



1 COORDINATION ET ADAPTATION DES RÉFLEXES

● Dans un mouvement réflexe interviennent toujours plusieurs muscles, parfois nombreux; les uns se contractent, d'autres au contraire se laissent étirer. La répartition de ces contractions et de ces allongements n'est pas quelconque; le résultat, même chez un animal décérébré ou spinal, est un mouvement semblable à ceux qu'exécute l'animal intact : par exemple, flexion de certaines pattes associée à l'extension des autres, comme dans la locomotion. Ainsi, chez un chien décérébré, lorsqu'une patte fléchit, il se produit — comme dans la marche d'un chien normal — une flexion de la patte diagonalement opposée à la première, et une extension des deux autres pattes. La **coordination** qui se manifeste ainsi entre divers muscles est un des caractères les plus importants des réflexes.

● Par ailleurs, les réflexes ont une efficacité, une utilité; c'est ce que l'on exprime en disant qu'ils sont *adaptés*. Ainsi, une grenouille décérébrée s'enfuit si l'on pince une de ses pattes. Une grenouille spinale, dans le même cas, esquisse seulement le mouvement de fuite; la coordination des réflexes médullaires est en effet meilleure lorsque l'encéphale n'est pas détruit, et celle de tous les réflexes est meilleure lorsque le cerveau est intact. Cette action de l'encéphale sur les réflexes médullaires, du cerveau sur l'ensemble des réflexes, est réduite chez la Grenouille, mais beaucoup plus importante chez les Mammifères, et surtout chez l'Homme; l'activité réflexe est ici fortement contrôlée par le fonctionnement cérébral.

2 DIVERSITÉ DES RÉFLEXES

● Nous n'avons parlé jusqu'ici que de réflexes produisant des mouvements ou des sécrétions de glandes; il faut signaler aussi ceux qui maintiennent la posture (par exemple la station debout) et l'orientation du corps dans l'espace, *réflexes d'équilibration* particulièrement apparents chez un oiseau au cours du vol (c'est grâce à eux que le corps ne bascule pas). Ces réflexes agissent sur des muscles, qu'ils maintiennent continuellement dans un état de contraction partielle appelée **tonus musculaire**; aussi les appelle-t-on *réflexes toniques*. Les excitations qui donnent naissance aux réflexes toniques se produisent dans les récepteurs de la sensibilité de posture (voir page 69). Enfin, tandis que beaucoup de réflexes de mouvement ont leur centre dans la moelle épinière, la plupart des réflexes toniques ont leur centre dans l'encéphale, souvent dans le bulbe rachidien. Les réflexes dont le centre se trouve dans le bulbe rachidien sont appelés *réflexes bulbaires*.

● Les mouvements réflexes peuvent s'enchaîner de façon à donner naissance à un comportement *automatique*, tel que la marche ou l'écriture. Ces exemples montrent que certains réflexes, et certains *enchaînements* de réflexes, s'acquièrent à la suite d'un apprentissage; ainsi, nous apprenons à marcher, à écrire, à conduire une automobile. Les réflexes qui existent sans qu'il soit nécessaire de réaliser pour cela aucun apprentissage sont des **réflexes innés**; ceux qui s'acquièrent à la suite d'un apprentissage ou d'une éducation sont des **réflexes acquis** ou **conditionnels**.

● Les réflexes que nous avons cités jusqu'à présent se rapportent à ce que l'on nomme la *vie de relation* (ils concernent en effet la situation et les mouvements de l'organisme dans le milieu où il vit). D'autres réflexes, non moins importants, permettent la *vie de nutrition*; ainsi, il en est qui participent à la sécrétion des sucs digestifs, aux mouvements respiratoires, aux mécanismes de la circulation (voir p. 104). *Les réflexes de la vie de nutrition sont presque tous des réflexes bulbaires*, et les excitations qui leur donnent naissance se produisent souvent dans les récepteurs de la sensibilité viscérale.

3 RÉFLEXES CONDITIONNELS

L'étude des textes de Pavlov (p. 76), vous a permis de faire connaissance avec les réflexes conditionnels. Il convient de préciser ici les caractères de ces réflexes.

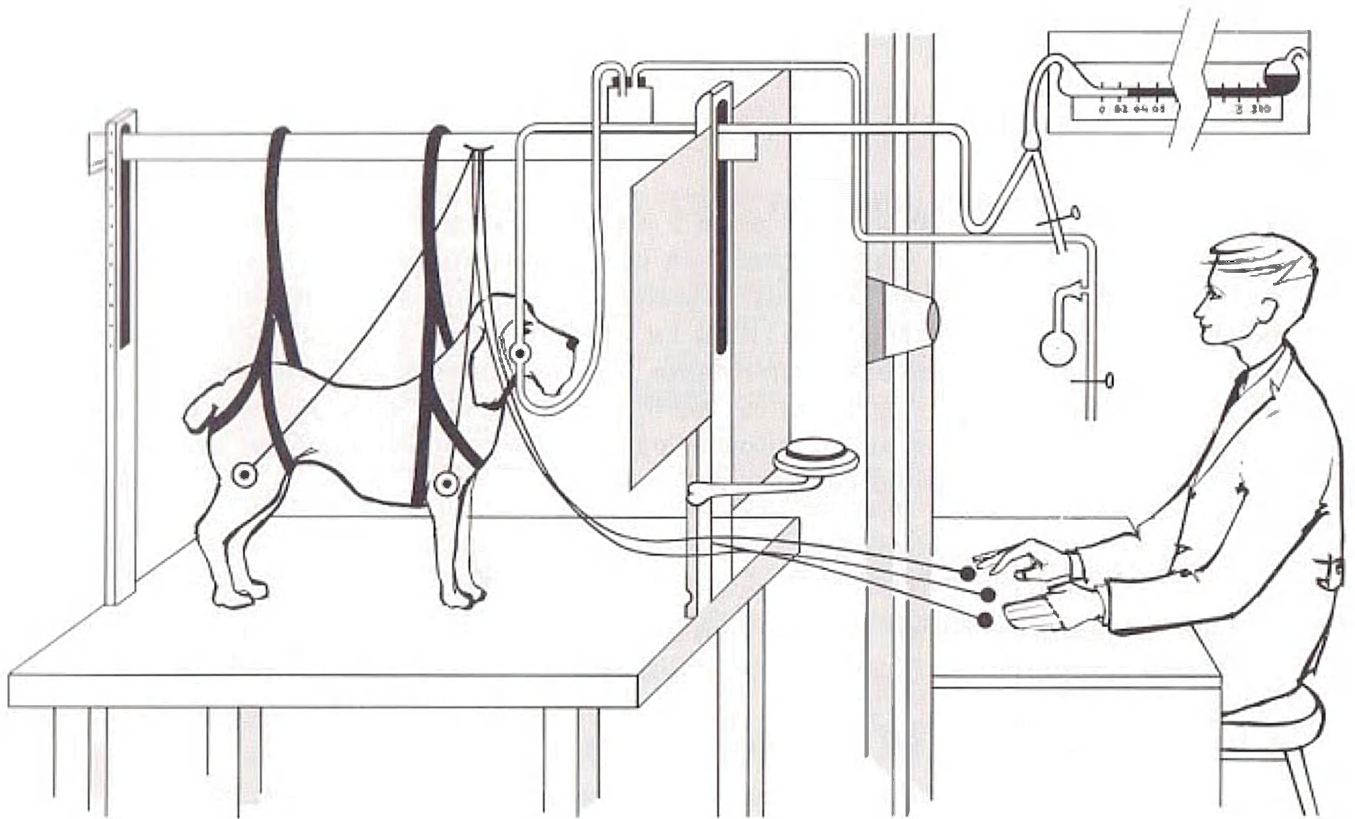
● Conditions d'apparition des réflexes conditionnels

a. *Un réflexe conditionnel est acquis par l'animal au cours de son existence*. Pour qu'un réflexe conditionnel se crée à partir d'un réflexe inné, il faut que l'agent primitivement sans action (son ou lumière, par exemple) soit *associé plusieurs fois de suite* à l'excitant absolu. Le nombre de répétitions nécessaires est variable, en général de 5 à 10; parfois, une seule association semble suffire. Ainsi, on sait qu'un chien salive à la vue d'un morceau de viande; c'est là un réflexe conditionnel, comme le montre une expérience rapportée par Pavlov.

« Un chien nouveau-né a été, pendant plusieurs mois, nourri exclusivement de lait. Ce chien ignore donc tout autre aliment. On lui montre alors différents aliments autres que le lait. Aucun de ces aliments n'a d'action sur les glandes salivaires. Ainsi, lorsque les aliments agissent à distance (c'est-à-dire par la vue ou l'odorat, sans être introduits dans la bouche), c'est qu'il existe un réflexe formé pour la première fois au début de la vie. Le fait se présente de la façon suivante : lorsqu'un petit chien de quelques mois voit pour la première fois un morceau de viande, les glandes salivaires ne réagissent nullement, ni à la vue ni à l'odeur de cette viande. Il faut que celle-ci ait pénétré au moins une fois dans la bouche, qu'il se soit produit un réflexe inné, pour que le nouveau réflexe, à point de départ visuel ou olfactif, puisse se manifester ultérieurement ».

b. *Un réflexe conditionnel ne se crée que si l'excitant conditionnel précède l'excitant absolu* (le décalage peut être d'une fraction de seconde ou de quelques minutes). Au cours de 400 essais, Pavlov fit agir une sonnette après l'introduction de viande dans la gueule d'un chien : le son de la sonnette, seul, ne put jamais provoquer la salivation.

c. *Il est nécessaire que l'animal se trouve dans certaines conditions physiologiques*. Par exemple, pour créer un réflexe conditionnel de salivation, l'animal doit avoir faim; s'il est repu, le réflexe conditionnel ne peut pas être obtenu. Une autre condition importante est la suivante : *l'excitant conditionnel ne doit être suivi d'aucune excitation propre à détourner l'attention de l'animal*. Si, par exemple, un bruit insolite se produit, le chien dresse les oreilles et tourne la tête dans la direction du bruit; la salivation, qui était imminente, ne se produit pas ou reste



16 Schéma des installations expérimentales de Pavlov.
Au moment de l'expérience le chien est installé dans une chambre insonore; l'expérimentateur peut agir sur lui sans être perçu. Entre-temps l'animal vit dans un chenil.

très faible. C'est pourquoi Pavlov avait fait construire, pour ses expériences sur les réflexes conditionnels, un laboratoire spécial, où les animaux étaient tout à fait isolés; ils n'entendaient aucun bruit et ne voyaient ni l'expérimentateur ni ses aides **16**. Tout agent extérieur peut en effet troubler la création d'un réflexe conditionnel, ou devenir lui-même excitant conditionnel, parfois à l'insu de l'expérimentateur. Pavlov raconte à ce sujet une anecdote amusante. Au cours d'une démonstration publique avec un chien dressé à saliver au son d'un diapason (du moins, c'est ce que croyait l'expérimentateur!), le chien ne salive pas en entendant le diapason. Arrive l'aide de laboratoire : aussitôt la salivation se produit. L'excitant conditionnel était... l'aide de laboratoire habituellement chargé de faire vibrer le diapason.

● Entretien des réflexes conditionnels

Un réflexe inné est une *liaison permanente* entre un excitant et une réaction de l'organisme. Un réflexe conditionnel est au contraire une *liaison temporaire*; à l'établissement de cette liaison participent notamment le cerveau, le thalamus, la formation réticulée.

Un réflexe conditionnel peut s'affaiblir et disparaître. Si l'on fait agir l'excitant conditionnel seul, plusieurs fois de suite, sans qu'il soit suivi de l'excitant absolu, son pouvoir excitateur diminue et il finit par devenir inefficace.

Il conserve son efficacité si, de temps à autre, il est accompagné de l'excitant absolu. Ainsi, dit Pavlov, « si, pendant des jours et des semaines, on montre à un animal un aliment sans le lui laisser manger, cet aliment perd complètement son pouvoir excitateur à distance » (c'est-à-dire cesse de provoquer la salivation par l'intermédiaire de la vue ou de l'odorat).

● Importance des réflexes conditionnels

Nous avons étudié, d'après des textes de Pavlov, un exemple de réflexe conditionnel, le réflexe de salivation; il existe un grand nombre d'autres réflexes acquis, dont beaucoup sont des mouvements. Ces réflexes jouent un rôle considérable dans le comportement d'un animal. *Le comportement est l'ensemble des réactions de l'animal à des stimulations internes et à des stimulations produites par les facteurs du milieu extérieur*; or, tous les animaux d'une même espèce ne vivent pas exactement dans les mêmes conditions et ne sont pas soumis exactement aux mêmes actions de la part du milieu; l'acquisition de nouveaux réflexes adapte de façon précise chaque individu à son milieu et, grâce au caractère temporaire de ces acquisitions, l'adaptation peut se modifier quand le milieu lui-même se modifie. Les réflexes conditionnels permettent aussi le *dressage* chez les animaux et, chez l'Homme, l'*éducation*, l'acquisition du langage, les divers *apprentissages* (par exemple celui de l'écriture ou de la conduite d'une automobile).

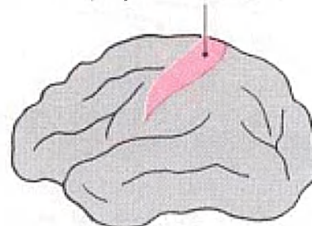
ROLE DU CERVEAU DANS LA MOTRICITÉ ¹

La destruction du cerveau, chez les animaux, fait disparaître les mouvements spontanés; vous avez étudié le cas de la Grenouille (page 71); il en est de même pour un Mammifère. Chez l'Homme, des lésions du cerveau peuvent provoquer des paralysies plus ou moins complètes et plus ou moins étendues.

A la partie postérieure du lobe frontal se trouve, sur chaque hémisphère cérébral, une circonvolution que l'on appelle *aire motrice* (ou, plus précisément encore, *aire de projection motrice* 17). L'excitation électrique de cette région de l'écorce cérébrale détermine des mouvements dans la moitié opposée du corps et, lorsque la stimulation est très localisée, la réponse l'est aussi; par exemple, on peut obtenir des mouvements isolés d'un doigt.

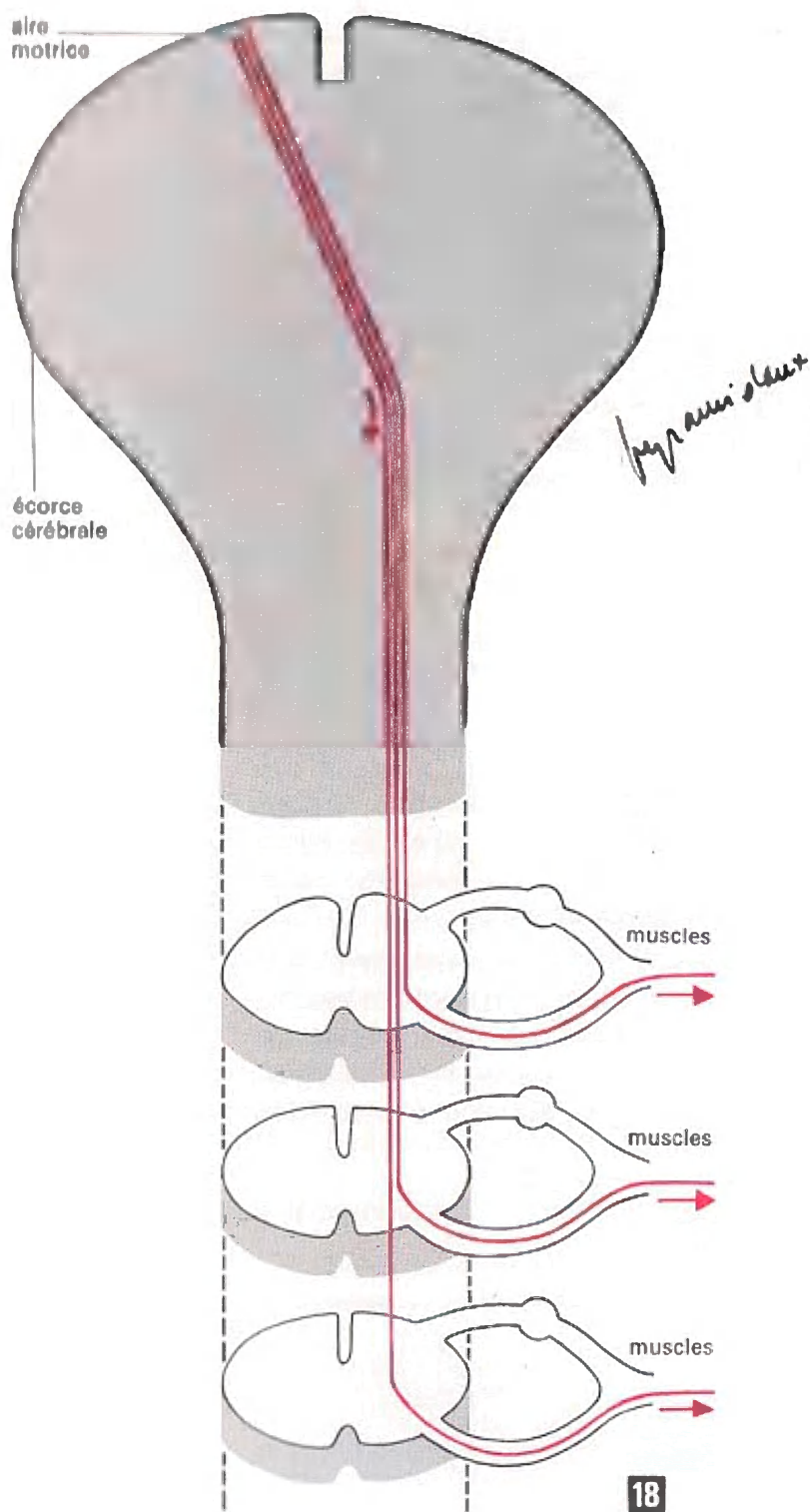
Les emplacements correspondant aux diverses parties du corps sont disposés, sur l'aire de projection motrice, dans un ordre bien déterminé; leur extension n'est pas proportionnelle aux dimensions des parties du corps correspondantes, elle dépend surtout de la complexité et de la délicatesse des mouvements possibles; ainsi, chez l'Homme, la main occupe sur l'aire de projection motrice une surface *relativement* très grande.

aire de projection motrice



17

1. On appelle motricité la fonction qui permet la réalisation des mouvements.



Exemples de voies de la motricité volontaire.
(Les neurones n'ont pas été figurés.)

Si, chez un animal, on détruit une partie de l'aire motrice, certains mouvements se trouvent altérés ou abolis. Il en est de même chez l'Homme à la suite de certaines lésions du cerveau (par exemple, oblitération ou rupture d'un vaisseau sanguin).

L'aire de projection motrice contient les corps cellulaires de neurones qui sont à l'origine d'une partie importante des *voies de la motricité volontaire*, voies nerveuses qui empruntent la substance blanche de la moelle épinière et les racines antérieures des nerfs rachidiens **18**. (Bien entendu, pour les muscles de la tête, les voies nerveuses motrices passent seulement par des nerfs crâniens.)

Le cerveau joue aussi un rôle important dans les réflexes conditionnels et les automatismes, nombreux, nous l'avons vu, dans la vie de l'Homme et celle des animaux. L'aire de projection motrice n'est pas la seule région du cerveau qui intervienne dans la réalisation des mouvements. Diverses parties de l'encéphale, en dehors du cerveau, participent aussi à la motricité volontaire et involontaire.

Pour avoir une idée complète du rôle du cerveau, il faut noter — sans étudier ses diverses fonctions — qu'il ne participe pas seulement à la motricité et à la sensibilité; *le fonctionnement de l'écorce cérébrale conditionne, en effet, toutes les activités de l'esprit, notamment les fonctions intellectuelles (intelligence, mémoire, langage, etc.).*

6. La contraction musculaire

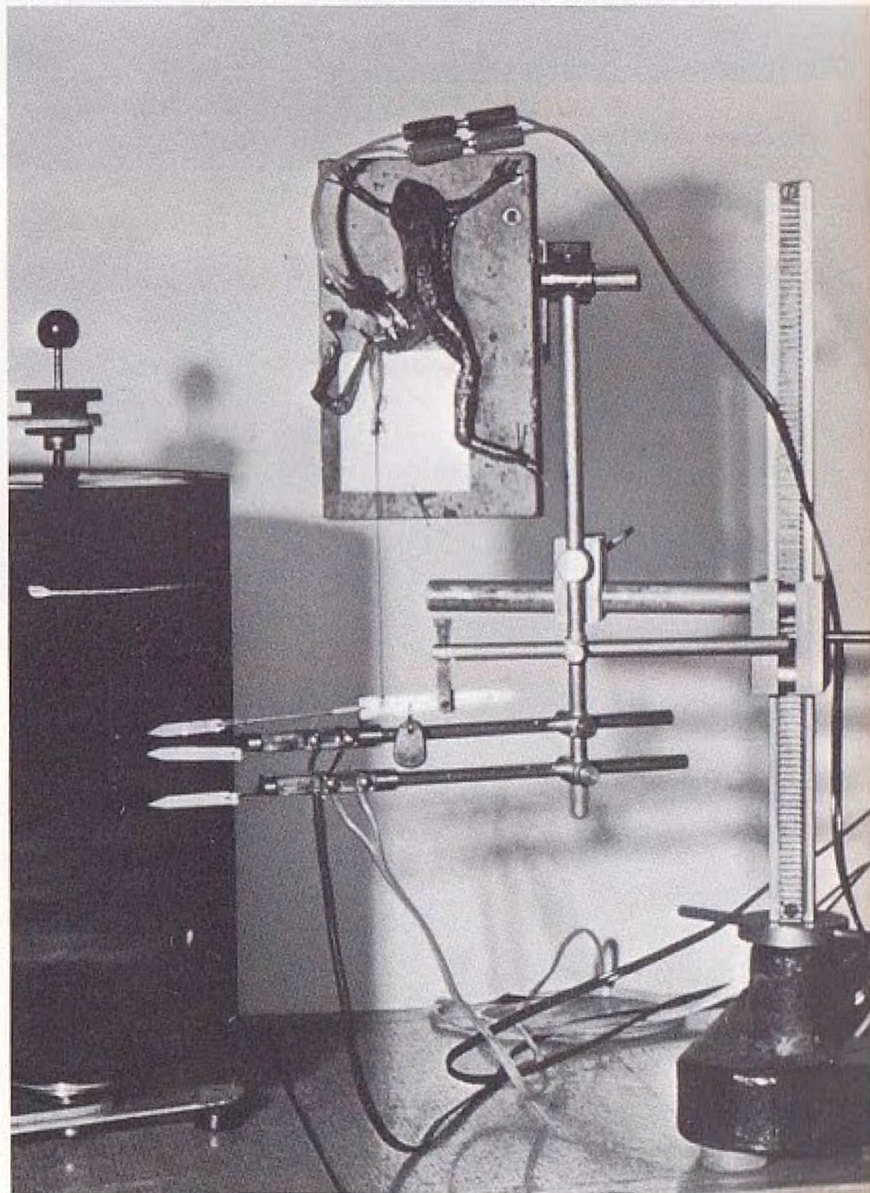
Un muscle qui subit une excitation se contracte (page 42). Si l'une de ses extrémités est libre de se déplacer, le muscle se raccourcit; si un poids de valeur convenable (20 g pour le muscle gastrocnémien de grenouille) est attaché à cette extrémité, le raccourcissement du muscle a pour effet de soulever le poids; la contraction est dite alors **isotonique** (contraction sous tension constante). Si le muscle, fixé à ses deux extrémités, est empêché de se raccourcir, la contraction se manifeste par un accroissement de la force exercée par le muscle, force qui tend à rapprocher les deux extrémités l'une de l'autre; la contraction est alors **isométrique** (contraction à longueur constante).

Sous l'action d'une seule excitation, un muscle se contracte, puis se décontracte immédiatement; ce phénomène, appelé *secousse musculaire*, dure une fraction de seconde; il est trop bref pour que l'observation directe permette de l'analyser et de mesurer la durée de ses différentes phases. C'est pourquoi l'étude de la contraction musculaire utilise la méthode de l'enregistrement graphique. Nous n'étudierons ici que les contractions isotoniques, dont les caractères sont d'ailleurs peu différents de ceux des contractions isométriques. Cette étude se fera avec le gastrocnémien de Grenouille.

1 LE MYOGRAPHE

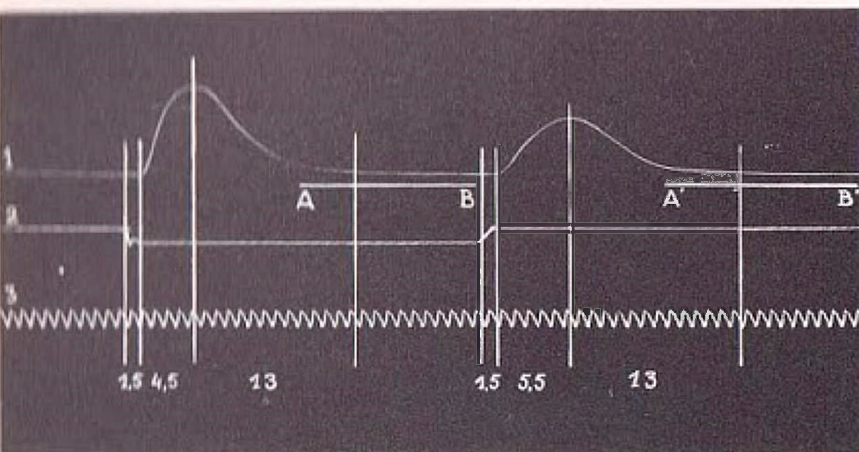
La figure 1 est la photographie du myographe décrit page 88. Étudiez avec soin cette photographie ou, mieux, un montage réel de myographe, afin d'en reconnaître les différents éléments (représentés sur la figure 7 page 89) et d'expliquer le rôle de chacun d'eux dans l'enregistrement.

Répondez en particulier, par écrit, aux questions suivantes : quel est le muscle



1

utilisé? Comment l'excitation du muscle est-elle réalisée? Comment les variations de longueur du muscle sont-elles amplifiées et enregistrées? Quel est le rôle du poids qui se trouve attaché au même levier que le muscle? Quels sont les rôles des deux pointes, non reliées au muscle, qui reposent sur le cylindre enregistreur? Comment ces pointes sont-elles mises en mouvement?



Secousses musculaires.

1. enregistrement des contractions du muscle.

2. signal d'excitation.

3. signal de temps (fréquence : 100 par seconde).

2

2 ANALYSE DE MYOGRAMMES

Tous les enregistrements dont il sera question ci-après ont été réalisés avec le dispositif expérimental étudié ci-dessus. Les tracés des figures 2 à 6 ont été reproduits à la même échelle. Pour répondre aux questions posées, consultez, si besoin est, les pages 90 à 93.

• Étude de la figure 2

Expliquez, en utilisant le tracé de la ligne 2, pourquoi le tracé de la ligne 1 comporte deux secousses musculaires. Comment a-t-on pu, avant l'enregistrement, vérifier que la pointe du stylet rattaché au muscle et la pointe du signal électromagnétique étaient sur la même génératrice du cylindre ? Quelle est l'utilité de ce contrôle ?

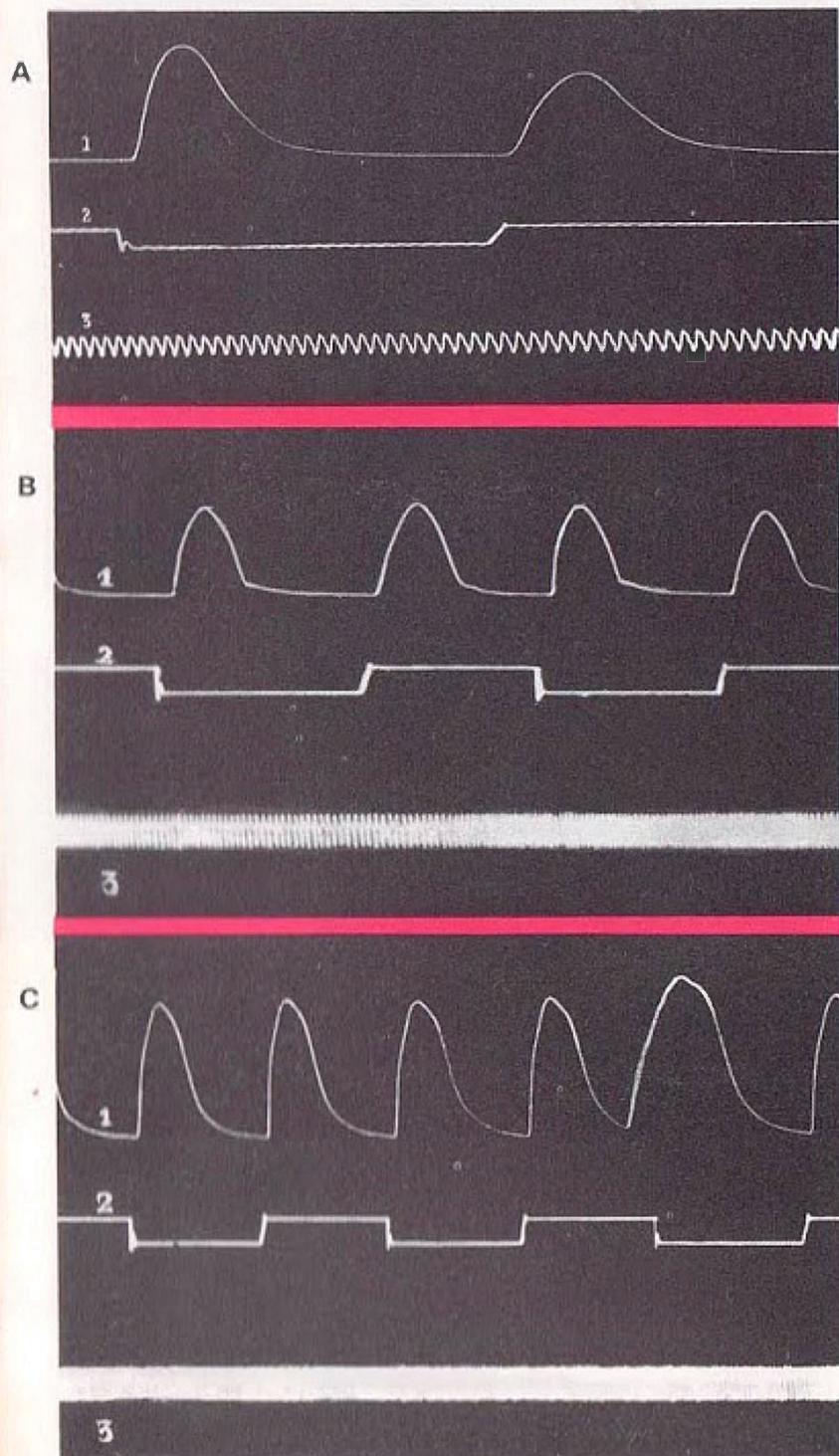
Les traits verticaux et les lignes horizontales AB et A'B' ont été tracés sur le graphique après l'enregistrement. Dans quel but ? Que représentent les nombres inscrits sur le tracé ? Désignez les différentes phases de la secousse musculaire. Comparez-les entre elles, notamment quant à leur durée.

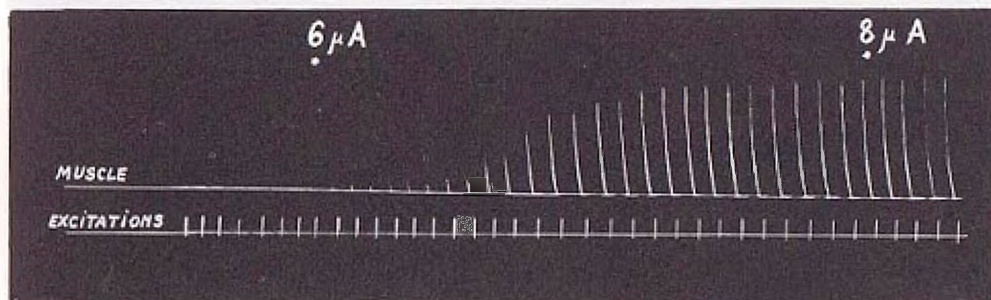
• Étude de la figure 3

Les myogrammes A, B et C ont été réalisés avec le même muscle, à des intervalles suffisamment grands pour que la fatigue n'intervienne pas. Dans les 3 cas, la pointe du stylet rattaché au muscle et la pointe du signal électromagnétique étaient sur la même génératrice du cylindre au début de l'enregistrement.

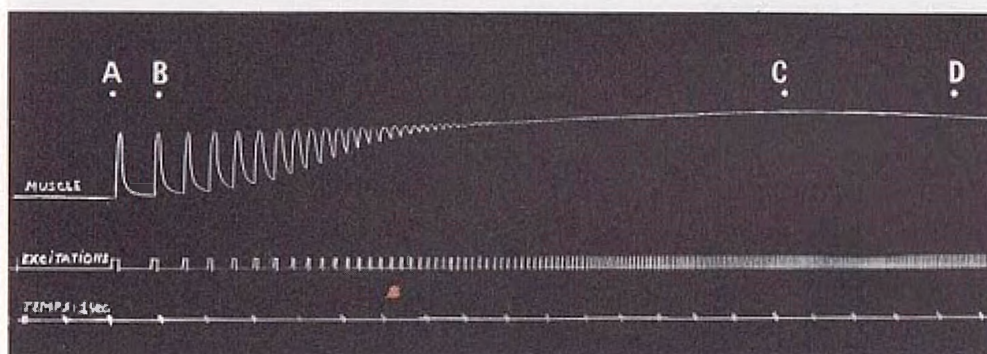
Ces précisions étant connues, répondez aux questions suivantes : quel type de contraction musculaire représentent ces myogrammes ? Pourquoi les tracés du signal électromagnétique ne sont-ils pas identiques dans les 3 cas ?

Déterminez (en vous inspirant de la figure 2) les durées des trois phases de la secousse musculaire. Cette détermination ne se fait pas de façon également satisfaisante sur les 3 myogrammes. A quoi attribuez-vous cette différence ? Auriez-vous pu la prévoir en regardant seulement les tracés ?





4



5

Contractions musculaires produites par des excitations répétées.

● Étude de l'amplitude des contractions

La figure 4 est la photographie d'un tracé obtenu dans les conditions suivantes :

- L'intervalle entre deux excitations était de 10 secondes ;
- Pendant chaque excitation et les 5 secondes qui la suivaient, le cylindre était immobile ; on le faisait ensuite tourner à la main d'un petit angle, et on l'immobilisait à nouveau pour l'excitation suivante ;

c. On augmentait légèrement et régulièrement l'intensité d'une excitation à la suivante ; deux valeurs de cette intensité ont été portées sur le graphique : $6 \mu A$ (6 microampères = $6 \cdot 10^{-6}$ ampère) et $8 \mu A$.

Ces précisions étant connues, répondez aux questions suivantes : quel aspect ont les lignes inscrites par les contractions musculaires ? Pourquoi ont-elles cet aspect particulier ? Quelle est, pour ce muscle, la signification de l'intensité $6 \mu A$? Que peut-on dire des intensités inférieures à $6 \mu A$? Pourquoi, avec les intensités supérieures à $6 \mu A$, les

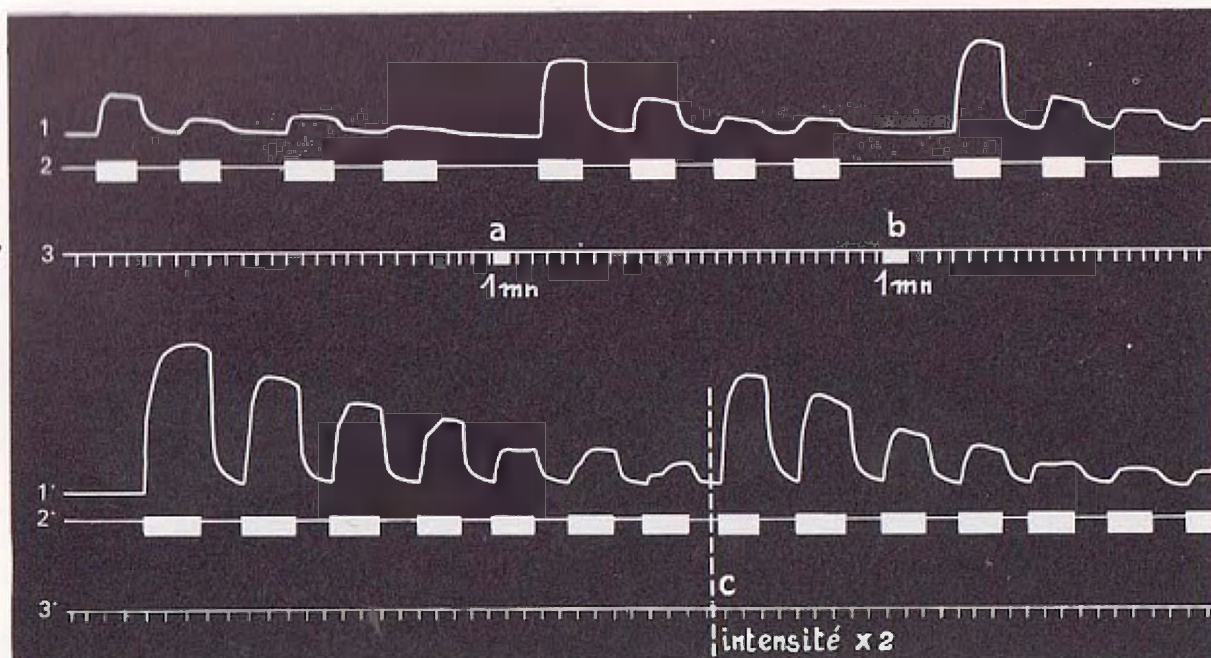
lignes tracées par les contractions du muscle n'ont-elles pas toutes la même longueur ? Pourquoi, à partir d'une certaine intensité, ces lignes ont-elles toujours la même longueur ?

● Étude de contractions musculaires dues à des excitations répétées

Le cylindre, lors de l'enregistrement qui est représenté sur la figure 5, tournait-il plus vite ou moins vite que lors de l'enregistrement correspondant à la figure 2 ? Déterminez le rapport des vitesses de rotation. Quelle est ici l'utilité d'une vitesse de rotation autre que pour l'expérience de la figure 2 ? Quel changement y-a-t-il dans le régime des excitations au cours de l'expérience enregistrée ici ? Quel type de contraction musculaire observe-t-on dans le début de la courbe (région AB), dans la fin de la courbe (région CD), dans la partie intermédiaire ? Pourquoi le muscle change-t-il de comportement ? Quelle est la fréquence d'excitation qui donne chacun des modes de contraction du muscle ?

Pres.
exc.

Temp.



6 Étude de la fatigue musculaire. 1, 1' : Tracé du muscle. 2, 2' : Excitations (tracé du signal électromagnétique). 3, 3' : Temps en secondes.

● Étude de la fatigue d'un muscle 6

- Comparez les vitesses de rotation du cylindre sur la figure 6 et sur la figure 2. Dites ensuite quelles sortes de contractions musculaires sont enregistrées sur la figure 6.

- Étudiez la courbe 1. On y voit 3 séries de contractions musculaires. Quelle est la durée de chacune d'elles? Quel est l'intervalle de

temps entre deux contractions d'une même série? Comment la fatigue du muscle se manifeste-t-elle? En a et b, on a interrompu les excitations pendant une minute. Quel est l'effet de ces interruptions?

- Étudiez maintenant la courbe 1'. Jusqu'en C, l'intensité des excitations est constante; en C, on a doublé cette intensité, puis on l'a maintenue constante, avec sa nouvelle valeur, jusqu'à la fin de l'enregistrement. Quel est l'effet de l'accroissement d'intensité?

ASPECT MÉCANIQUE DE LA CONTRACTION MUSCULAIRE ENREGISTREMENT GRAPHIQUE DES CONTRACTIONS

1 LE MYOGRAPHE 7

L'appareil utilisé pour l'enregistrement graphique des contractions musculaires s'appelle *myographe* (du grec *mus*, *muos*, muscle et *graphein*, écrire). Les enregistrements ou tracés qu'il permet de réaliser sont des myogrammes.

● Enregistrement et amplification des contractions

Le muscle (ici, le gastrocnémien d'une grenouille¹) est fixé à l'une de ses extrémités; l'autre extrémité est attachée en A' à une tige OA, mobile autour d'un axe O, et dont la pointe appuie légèrement sur un *cylindre enregistreur* (cylindre

1. Le muscle gastrocnémien, extenseur du pied, est situé sur la face postérieure (ou dorsale) de la jambe.

recouvert d'une feuille de papier enduite de noir de fumée). Un poids, attaché aussi à la tige OA, est antagoniste du muscle, sur lequel il exerce une tension constante.

La figure montre que, lorsque le muscle se contracte, le déplacement du point A est plus grand que celui du point A'; la tige OA, dont la pointe amplifie les déplacements dans le rapport $\frac{OA}{OA'}$, fonctionne comme un *levier amplificateur*.

● Excitation

On fait porter l'excitation sur le nerf sciatique, qui excite à son tour le muscle; de cette façon, le muscle ne subit qu'une action bien définie et n'est pas déplacé par la pression des électrodes.

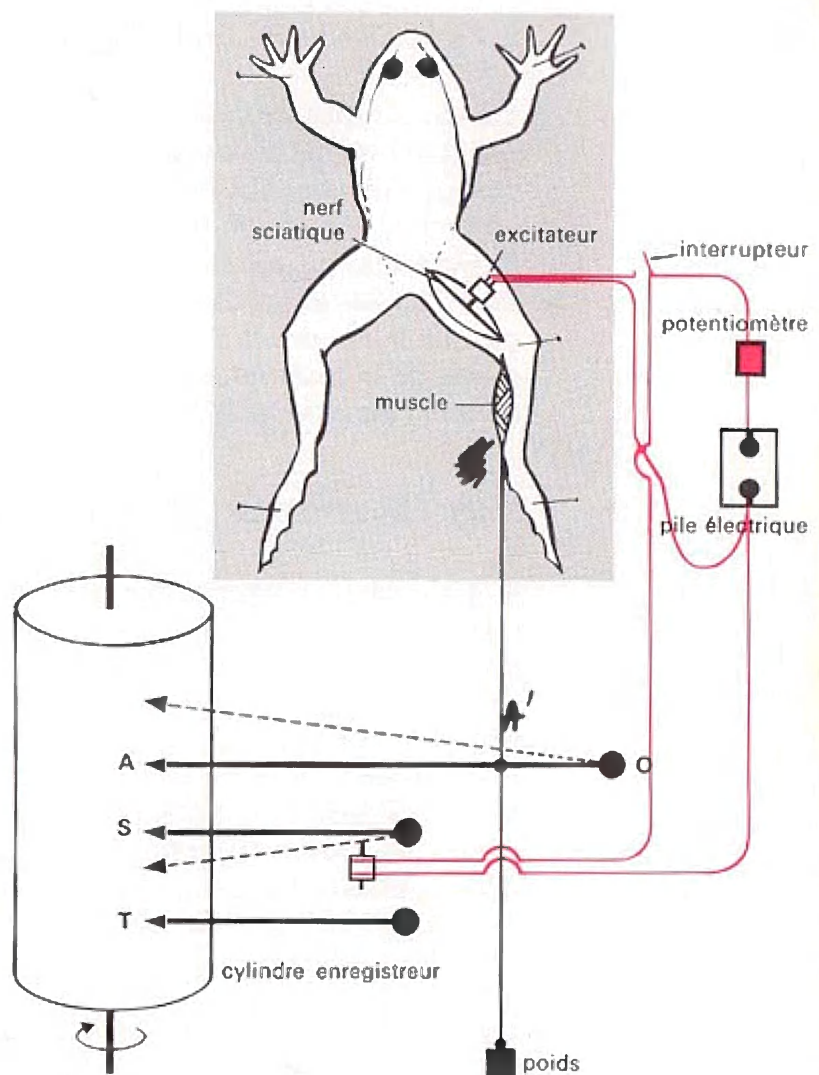
L'excitation peut être réalisée électriquement au moyen d'un circuit comprenant, pour l'excitation en courant continu : une pile (ou un accumulateur), un potentiomètre (pour régler l'intensité de l'excitation), un interrupteur, et un excitateur (sur lequel repose le nerf sciatique).

Pour que les excitations se produisent de façon uniforme, il faut utiliser des électrodes *impolarisables* (c'est-à-dire des électrodes telles que la nature des contacts électriques ne se modifie pas au cours du fonctionnement). On prend des fils d'argent chloruré (fils d'argent qui, ayant servi d'anode dans une électrolyse de NaCl, sont recouverts d'une mince pellicule de AgCl). Par ailleurs, il est nécessaire d'isoler électriquement le nerf sciatique en le soulevant légèrement au-dessus des muscles de la cuisse, et de le maintenir humide (la dessiccation le tue rapidement).

✱ Le moment de l'excitation, c'est-à-dire le moment de la fermeture ou de l'ouverture du circuit (revoir page 35), est repéré sur l'enregistrement au moyen du signal électromagnétique S. Ce signal est un levier qui se trouve attiré par un électro-aimant lorsque le circuit d'excitation est fermé; un ressort le ramène à sa position de repos lorsque le circuit est ouvert.

● Mesure du temps

Un signal T, dont le mouvement est entretenu électriquement, appuie également sur le cylindre, et enregistre une courbe périodique qui permet la mesure du temps.



7
Schéma d'un myographe isotonique.
En rouge, le circuit électrique. En tirets,
déplacement du levier OA et du signal S lors
d'une excitation.

2 PRÉPARATION DE L'ANIMAL

On détruit tous les centres nerveux, encéphale et moelle épinière (voir page 72), afin que l'animal n'ait plus de sensibilité et n'exécute plus de mouvements, ni spontanés, ni réflexes. On ôte complètement la peau de l'une des pattes postérieures ; on coupe, le plus loin possible du muscle, le tendon inférieur du gastrocnémien. Par ailleurs, on recherche le nerf sciatique, entre les muscles de la cuisse (voir page 36, fig. 9). Cela fait, on fixe la grenouille sur une planchette de liège, comme le montre la figure 7, page 89, en prenant bien soin d'immobiliser le genou de la patte qui sert à l'enregistrement, et on attache le tendon du gastrocnémien au levier amplificateur.

3 UTILISATION DU MYOGRAPHE

Si l'on ferme l'interrupteur sans que le cylindre tourne, les pointes A et S (figure 7) décrivent des arcs de cercle très courts qui, sur la feuille de papier déroulée, apparaissent comme de petits segments de droite. Le segment MN 8 décrit par la pointe A a une longueur proportionnelle à l'amplitude de contraction (ou diminution de longueur du muscle). Si, au contraire, on fait tourner le cylindre sans produire d'excitation, les deux pointes décrivent des cercles qui, sur la feuille déroulée, apparaissent comme des droites (même figure). Ainsi sont matérialisés les axes de coordonnées du graphique à réaliser : axe des temps et axe des amplitudes. En même temps, le signal de temps inscrit une courbe périodique dont la période est connue.

4 ÉTUDE DE CONTRACTIONS MUSCULAIRES

Il existe plusieurs types de contractions musculaires ; en d'autres termes la contraction musculaire peut prendre différents aspects selon le nombre et la fréquence des excitations.

● Secousse musculaire

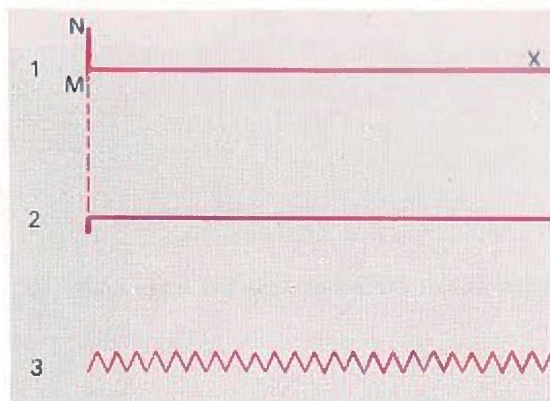
Après avoir vérifié que les pointes A et S sont bien sur la même génératrice, on met en route le cylindre et le signal de temps, puis on ferme l'interrupteur. On voit alors le muscle se contracter et se décontracter aussitôt ; ce phénomène s'appelle une *secousse musculaire* (*secousse de fermeture*), et son enregistrement est représenté sur la figure 9 I. Lorsqu'on ouvre l'interrupteur, il se produit une nouvelle secousse musculaire, dite *secousse d'ouverture* 9 II.

La secousse musculaire comprend plusieurs phases :

- a. *phase de latence* (temps qui s'écoule entre l'instant de l'excitation et le début de la contraction) ;
- b. *phase de contraction* (ou de raccourcissement) ;
- c. *phase de décontraction* (ou de relâchement), plus longue que la précédente.

Les durées des 3 phases varient un peu avec la température, la saison, la valeur du poids tenseur. La durée totale d'une secousse musculaire est de l'ordre du dixième de seconde.

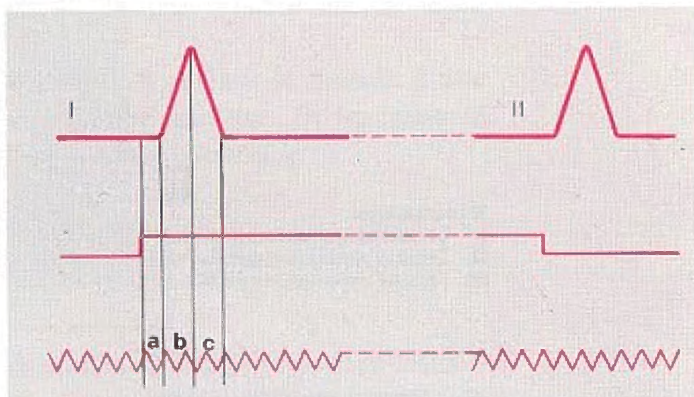
- 8
1. Enregistrement dû au levier amplificateur OA. MX : axe des temps, MN : axe des amplitudes.
 2. Enregistrement du signal électromagnétique.
 3. Enregistrement du signal de temps T.



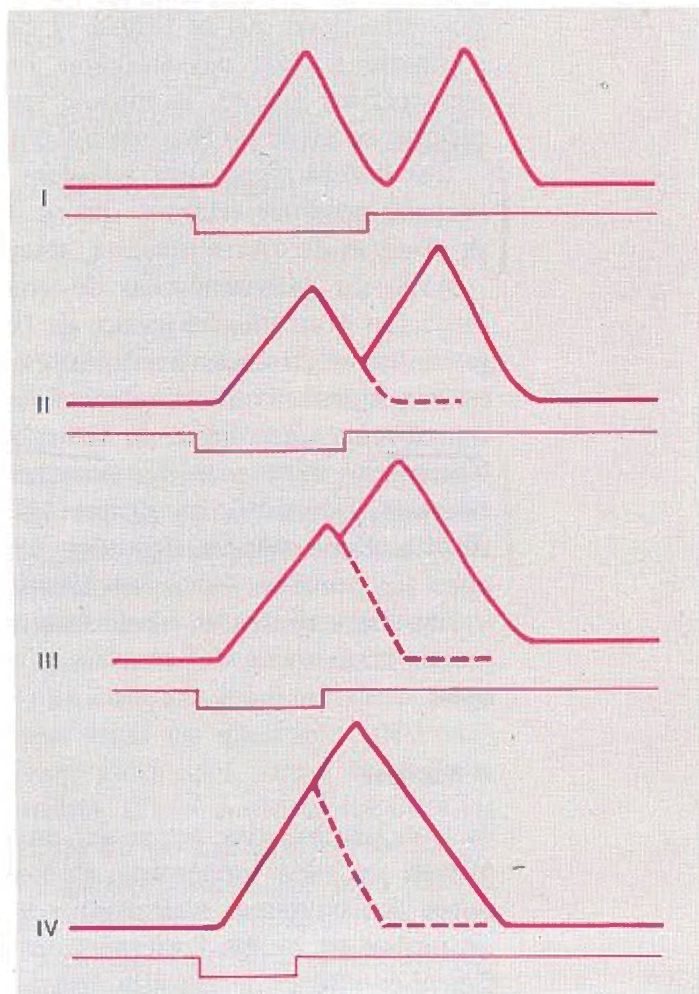
Bien entendu, il ne se produit de contraction, à la fermeture ou à l'ouverture du circuit, que si l'intensité du courant est supérieure au seuil d'excitation (voir page 44). L'amplitude de contraction, très faible lorsque l'intensité est peu supérieure au seuil, augmente avec l'intensité, jusqu'à une certaine valeur ; pour des intensités plus grandes, l'amplitude reste toujours la même. L'explication de ce fait est la suivante : chaque fibre musculaire, si elle reçoit une excitation d'intensité supérieure au seuil, se contracte avec une amplitude de valeur fixe (*loi du tout ou rien*) ; lorsqu'un muscle reçoit une excitation faible, les fibres affectées sont peu nombreuses ; leur nombre s'accroît avec l'intensité de l'excitation, jusqu'à la valeur de l'excitation qui fait contracter toutes les fibres.

● Secousses musculaires fusionnées

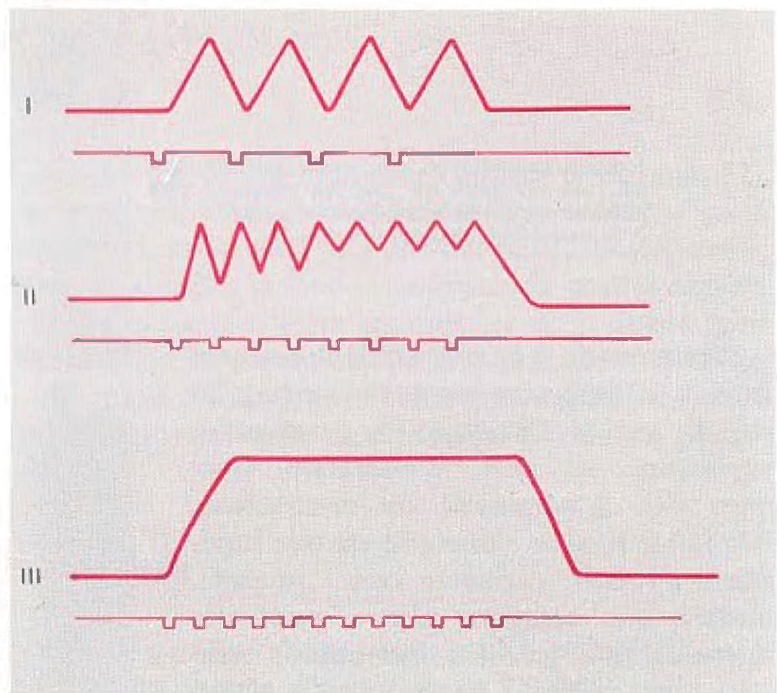
Si, ayant provoqué la contraction d'un muscle par la fermeture d'un circuit, on coupe le courant dès la fin de la secousse musculaire, une seconde secousse musculaire se produit aussitôt 10 I. Si l'on coupe le courant pendant que le muscle se décontracte, une nouvelle contraction se produit avant que la première secousse ne soit terminée 10 II et III. Enfin, si l'on coupe le courant pendant la phase de contraction, les secousses musculaires dues aux deux excitations sont fusionnées, et l'on n'observe qu'une secousse 10 IV (d'amplitude en général plus grande que lorsque l'excitation est unique).



9 Myogrammes : secousses musculaires. a : phase de latence; I. secousse de fermeture. b : phase de contraction; II. secousse d'ouverture. c : phase de décontraction.



10 Myogrammes.
I. Secousses musculaires entièrement distinctes.
II, III. Secousses musculaires partiellement fusionnées.
IV. Secousses musculaires entièrement fusionnées.



Myogrammes.

- I. Secousses musculaires séparées.
 II. Tétanos physiologique imparfait.
 III. Tétanos physiologique parfait.

● Tétanos physiologique

Quand un muscle reçoit plusieurs excitations à des intervalles suffisamment éloignés, on observe une succession de secousses musculaires **11** I. Si les excitations sont plus rapprochées, le muscle reste contracté, mais avec de légères décontractions qui se font à la cadence des excitations ; ce type de contraction s'appelle *tétanos physiologique imparfait* **11** II. Si les excitations sont plus rapprochées encore, le muscle reste contracté pendant toute la durée des excitations ; c'est le *tétanos physiologique parfait* **11** III.

Ces contractions sont appelées *tétanos physiologique* par opposition avec la *maladie* nommée *tétanos*, qui se manifeste par des contractions involontaires et prolongées de divers muscles, sous l'action de toxines microbiennes.

Avec un gastrocnémien de grenouille, on obtient un *tétanos physiologique imparfait* pour une fréquence de 10 excitations par seconde environ, et un *tétanos parfait* avec 20 excitations par seconde. Il est difficile de réaliser cette fréquence en employant un interrupteur à main, mais on peut remplacer l'interrupteur par un vibreur, ou utiliser du courant alternatif. Celui-ci a en effet une fréquence *tétanisante*, tant pour les muscles humains que pour ceux de la grenouille (le courant à 50 périodes donne 100 excitations par seconde). Une électrocution résulte d'une *tétanisation* des muscles respiratoires par le courant alternatif, aussi les premiers soins consistent-ils à pratiquer une respiration artificielle.

Les courants dits de haute fréquence (1000 ou plus par seconde) ne provoquent pas de contraction des muscles, c'est ce qui permet de les utiliser à des fins médicales.

● Fatigue

Si l'on produit des secousses musculaires, à intervalles réguliers, pendant une minute ou plus longtemps, on voit l'amplitude des contractions diminuer et la durée des secousses s'allonger : le muscle répond de plus en plus lentement, et de moins en moins fortement, puis il cesse de répondre aux excitations **12**. Ces phénomènes décèlent la *fatigue* du muscle.



12 Myogramme de fatigue musculaire (cas des secousses musculaires : diminution de l'amplitude et allongement de la durée).

13 Myogramme de fatigue musculaire (cas du tétanos).

La fatigue apparaît aussi dans un muscle tétanisé, et se manifeste par une diminution progressive de l'amplitude de contraction, rendue visible sur le tracé par l'inclinaison de la courbe du tétanos **13**.

La fatigue musculaire est en rapport avec l'accumulation dans le muscle d'une substance qui se produit lors de la contraction : l'acide lactique. Si on laisse le muscle au repos une minute, l'acide lactique et la fatigue disparaissent.

ASPECTS ÉNERGÉTIQUES ET PHÉNOMÈNES CHIMIQUES DE LA CONTRACTION MUSCULAIRE

Un muscle, en se contractant, peut soulever un poids ; il accomplit alors un certain travail. Une contraction musculaire dégage aussi de la chaleur. Enfin, elle s'accompagne, nous l'avons vu (page 47), d'un phénomène électrique, le potentiel d'action. La contraction musculaire produit donc de l'énergie, énergie provenant des réactions chimiques qui ont lieu dans le muscle au cours de sa contraction. Ces réactions sont très complexes ; disons seulement qu'elles se ramènent globalement à une *consommation de glycogène* (la quantité de glycogène contenue dans le muscle diminue) et d'*oxygène* ; en même temps se produit un dégagement de gaz carbonique, comme s'il s'agissait d'une simple oxydation du glycogène. Dans l'organisme, le muscle renouvelle son glycogène à partir du glucose du sang. L'oxygène est aussi apporté par le sang, qui remporte le gaz carbonique dégagé.

ROLE DES CONTRACTIONS MUSCULAIRES

Les **muscles striés**, par leurs contractions, permettent des mouvements. En outre, de nombreux muscles sont continuellement contractés ; ils maintiennent ainsi l'équilibre du corps, en dépit de la pesanteur. Cet état de contraction permanente s'appelle le *tonus musculaire* (voir page 80). C'est le tonus des muscles de la nuque qui maintient la tête droite, c'est le tonus des muscles des cuisses qui empêche les genoux de fléchir lorsqu'on est debout, etc. On sait ce qui se passe lorsque quelqu'un s'endort, assis ou debout : les muscles perdent alors leur tonus.

Le tonus musculaire est une *contraction isométrique*. Une telle contraction ne produit pas de travail, au sens mécanique de ce mot ; cependant, elle peut fatiguer (pour en juger, soutenez, un poids de plusieurs kilogrammes dans votre main, le bras tendu et immobile). Elle consomme aussi du glucose et de l'oxygène, et produit du CO_2 ; toute l'énergie se dégage alors sous forme de chaleur.

Les **muscles lisses** agissent, par leurs contractions, sur le contenu des organes creux dont ils constituent la paroi : rôle des muscles du tube digestif (voir 1^{re} D, page 208), rôle du muscle de l'utérus dans l'accouchement. Le **cœur**, en se contractant, exerce une pression sur le sang qu'il contient : il est le moteur de la circulation. Seuls les muscles striés sont susceptibles de contractions volontaires. Les contractions des muscles lisses et du myocarde sont toujours involontaires.

Unité physiologique de l'organisme

L'unité physiologique de l'organisme apparaît essentiellement dans l'existence de corrélations fonctionnelles et la constance du milieu intérieur.

Les corrélations fonctionnelles sont les relations qui existent entre les diverses fonctions ainsi qu'entre les organes accomplissant ces fonctions ; le fonctionnement d'un organe provoque toujours des modifications dans l'état ou l'activité d'autres organes. Les corrélations fonctionnelles s'exercent à la fois par le système nerveux, grâce à des réflexes (action du système nerveux sur divers organes, par exemple sur le cœur), et par voie humorale, c'est-à-dire par l'intermédiaire du sang. Celui-ci transporte des substances produites par certains organes et agissant sur d'autres organes ; il peut s'agir de substances banales, qui existent chez tous les êtres vivants (glucose et gaz carbonique, par exemple), ou de substances spéciales, les hormones, qui sont sécrétées par des cellules glandulaires particulières. On distingue donc, parmi les corrélations fonctionnelles, des corrélations nerveuses et des corrélations humorales. L'organisme est un tout dont les parties sont liées anatomiquement (l'unité anatomique de l'organisme nous est apparue dès le premier chapitre de ce volume) et étroitement interdépendantes dans leur fonctionnement.

7. Action du sur le

Le système nerveux, nous l'avons vu, joue un rôle important dans les *fonctions de relation*. Il intervient aussi dans la *vie végétative* (ensemble des fonctions végétatives) (page 16). Il agit notamment sur le fonctionnement du cœur. Vous étudierez d'abord les contractions du cœur isolé, puis l'influence, sur ces contractions, du système nerveux et des substances qui sont les médiateurs chimiques du système nerveux.

système nerveux

fonctionnement du cœur

1 OBSERVATION DE L'AUTOMATISME DU CŒUR CHEZ LA GRENOUILLE

● Préparation de la grenouille

Destruction de l'encéphale et de la moelle épinière, sous anesthésie (voir page 72).

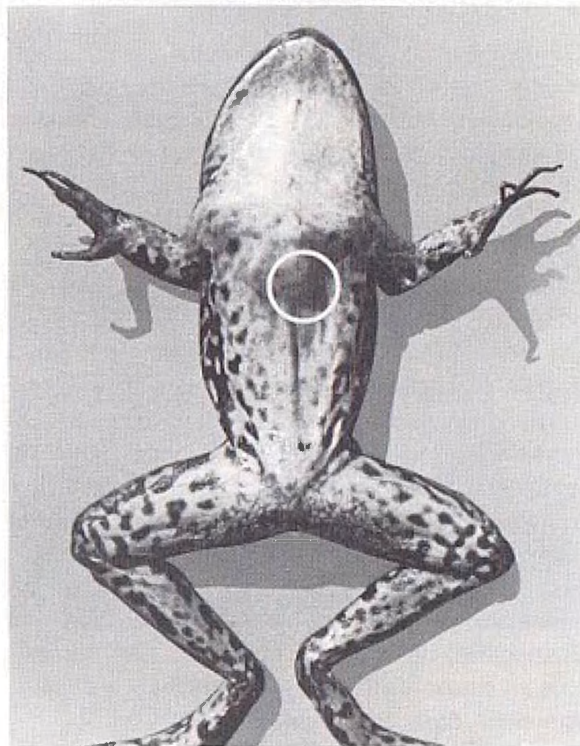
● Battements du cœur en place

- Mettez la grenouille sur le dos ; découpez la peau, puis ouvrez la paroi du corps (en coupant les muscles et la partie inférieure du sternum) dans la région indiquée par le cercle blanc sur la fig. 1. Vous voyez alors les battements réguliers du cœur. Cependant, le cœur est encore entouré par le péricarde (voir page 7) ; vous pouvez facilement le dégager ; pour cela, saisissez le péricarde avec des pinces fines et coupez-le avec des ciseaux fins, puis enlevez-le entièrement. Le cœur apparaît et vous le voyez se contracter. Les contractions sont accompagnées d'un changement de couleur. Quel est le changement de couleur ? A quoi est-il dû ?

● Battements du cœur isolé

- Préparez un litre de *liquide de Ringer*, dont la composition est la suivante : NaCl , 6,5 g ; KCl , 0,15 g ; CaCl_2 , 0,12 g ; NaHCO_3 , 0,20 g ; eau distillée, de façon à obtenir un litre de solution.

- Emplissez de liquide de Ringer un petit récipient susceptible de contenir le cœur de la grenouille. Isolez le cœur en coupant, avec des ciseaux fins, les vaisseaux qui lui sont directement rattachés, et mettez-le dans le liquide de Ringer. Il continue à battre régulièrement, ou il recommence à battre (il peut s'être arrêté pendant qu'on réalisait son isolement ; parfois, il faut le masser légèrement pour que les battements reprennent). Des jets de liquide rouge sortent alors régulièrement du cœur.



1

Voyez-vous une relation entre ces jets de liquide et les contractions ? Quel est ce liquide ? Le cœur change-t-il de couleur ? Dans l'affirmative, pour quelle raison ?

Mesurez la fréquence des battements du cœur lorsque ces battements sont devenus réguliers. Mesurez à nouveau cette fréquence quelques minutes plus tard, et recommencez encore après plusieurs minutes.

La fréquence reste-t-elle la même ? Dans la négative, quel est le changement ? Pensez-vous qu'il soit possible d'observer plus longtemps des battements réguliers du cœur ? Si vous le pensez, indiquez le principe de la méthode à employer pour obtenir un tel résultat (consultez la page 101 et voyez la figure 7).

2 ENREGISTREMENT GRAPHIQUE DES BATTEMENTS DU CŒUR DE GRENOUILLE

● Préparation de l'animal

On détruit les centres nerveux (sous anesthésie, page 72) puis, ayant mis la grenouille sur le dos, on ouvre la paroi ventrale du corps et on met le cœur à nu en le dégageant du péricarde (voir page 7).

● Technique d'enregistrement

L'appareil utilisé est un cardiographe, le tracé obtenu un cardiogramme.

Un *cardiographe* 2 comprend un levier tournant autour d'un axe et dont une extrémité, munie d'une pointe, repose sur un cylindre enregistreur enfumé (voir page 88, la technique d'enregistrement des contractions musculaires). L'autre extrémité du levier est reliée par un fil à une pince très fine, elle-même fixée à la pointe du cœur (c'est-à-dire à la pointe du ventricule ; chez la Grenouille, le cœur comprend un ventricule et deux oreillettes). Un autre levier peut être relié dans les mêmes conditions à l'une des oreillettes. On enregistre alors simultanément les contractions du ventricule et celles d'une oreillette 3.

Étudiez avec soin un dispositif cardiographique ou, à défaut, la figure 2 qui est la photographie d'un tel dispositif. Identifiez les divers éléments du montage et indiquez le rôle de chacun d'eux dans l'enregistrement.

● Étude d'un cardiogramme

La figure 3 est l'enregistrement des contractions de l'oreillette droite et du ventricule d'un cœur de grenouille, enregistrement obtenu au moyen de la technique décrite ci-dessus.

Examinez avec soin ce tracé, ainsi que la figure 2, et répondez par écrit aux questions suivantes :

Quelles sont, sur le tracé auriculaire (donné par l'oreillette), les portions de courbe qui correspondent à la systole et celles qui cor-

respondent à la diastole¹ ? Même question pour le tracé ventriculaire. Peut-on, d'après ces tracés, dire si l'oreillette et le ventricule se contractent simultanément ou non ? Peut-on, s'il y a lieu, indiquer le temps qui s'écoule entre la systole de l'un et celle de l'autre ? Si vous répondez aux deux dernières questions par la négative, pensez-vous qu'il soit possible de modifier la méthode ou le montage pour répondre de façon positive à ces questions ? Quelle est la durée de la systole auriculaire ? Quelle est la durée de la systole ventriculaire ? Si vous avez de la difficulté à répondre aux deux dernières questions, dites ce qu'il faudrait faire pour mesurer plus facilement ces durées. Enfin, puisque vous avez observé les battements du cœur avant de les enregistrer, dites ce que l'enregistrement graphique apporte - ou peut apporter - de plus que l'observation directe.

3 ACTION DU SYSTÈME NERVEUX SUR LE CŒUR

Voir, page 102, l'innervation du cœur.

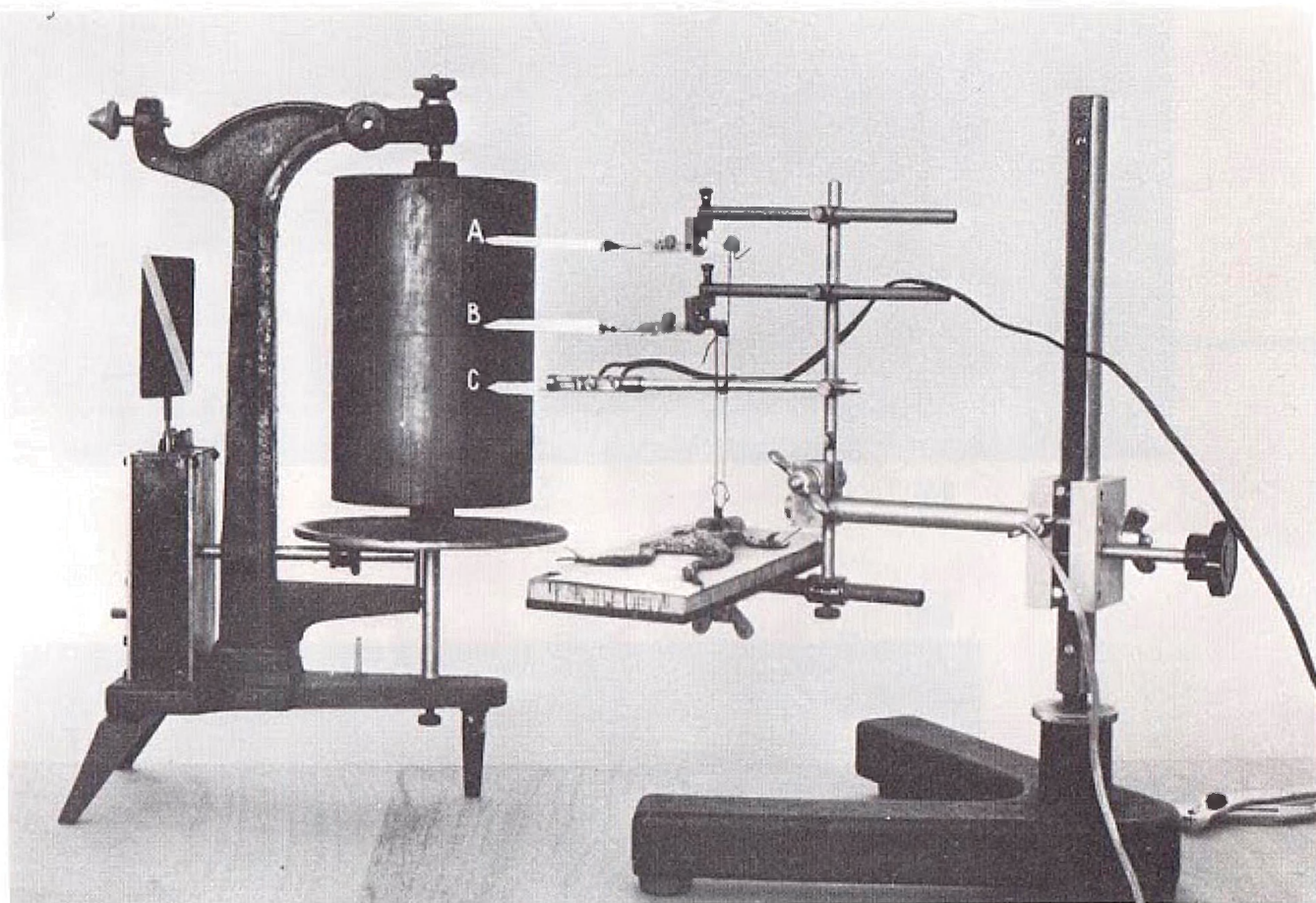
- Prenez le pouls d'un camarade, au poignet. En ayant les yeux sur une montre qui marque les secondes, comptez le nombre de pulsations par minute (ce nombre est égal au nombre de battements du cœur).

- Demandez ensuite à votre camarade d'effectuer l'un des exercices suivants : courir pendant 5 minutes ; descendre et remonter rapidement plusieurs étages ; soulever un poids d'au moins 5 kg et le descendre jusqu'au sol, dix fois de suite et le plus vite possible.

Comptez à nouveau le nombre de pulsations par minute. Comparez avec le résultat de la mesure précédente.

- Après 5 à 10 minutes de repos, faites encore une fois la même mesure. Concluez.

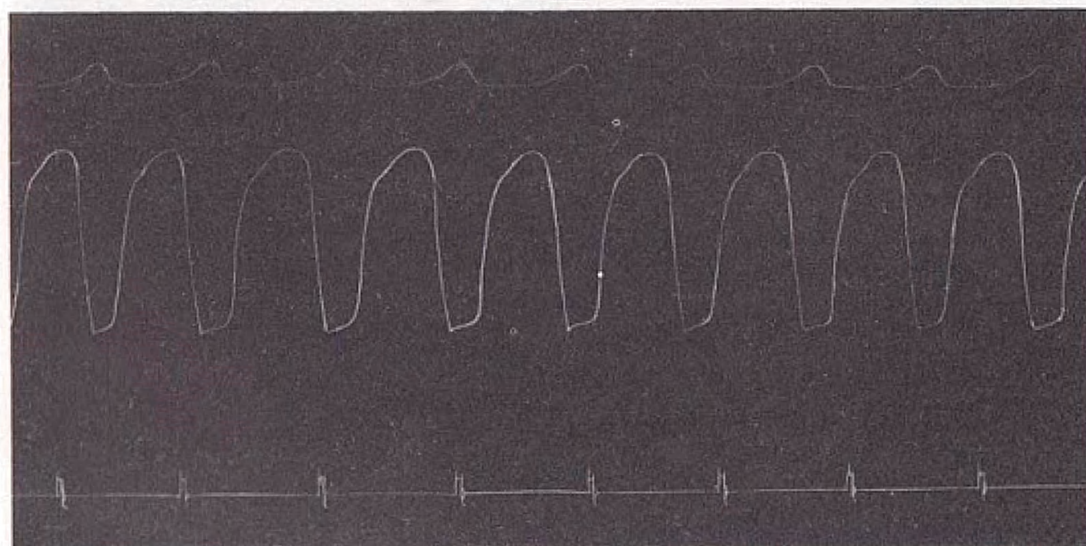
1. Une *systole* est une contraction de l'oreillette ou du ventricule ; la *diastole* est la période de repos entre deux contractions.



2

Cardiographe pour grenouille.
 A. Levier enregistrant les contractions d'une oreillette.
 B. Levier enregistrant les contractions du ventricule.
 C. Signal de temps.

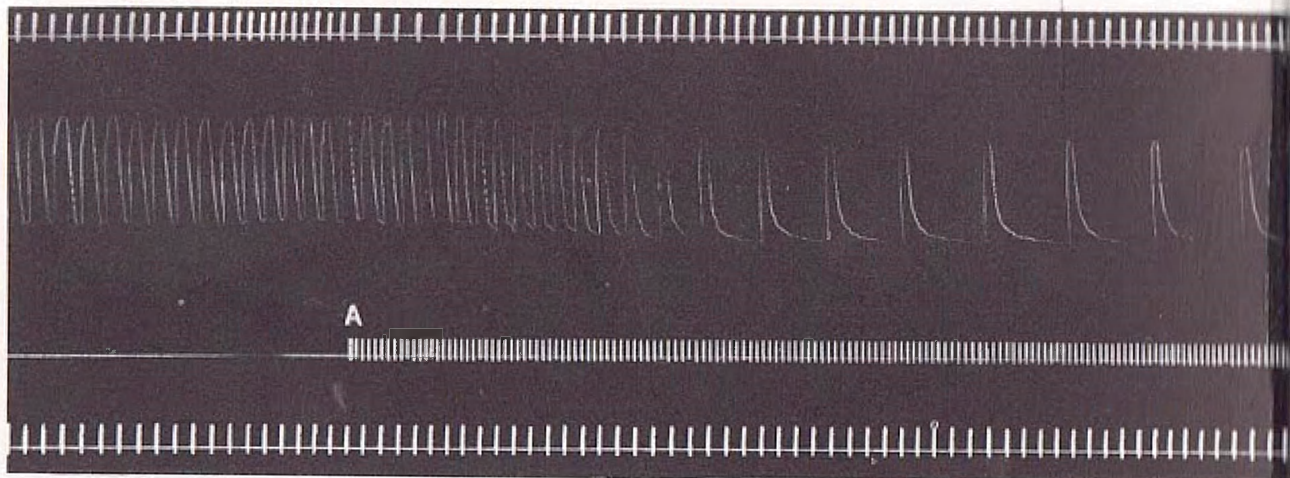
3



A oreillettes

B ventricules

C temps en secondes



● Action du nerf pneumogastrique sur le cœur

Le tracé photographié **4** est un enregistrement cardiographique réalisé sur une grenouille, la pince cardiographique étant attachée à la pointe du ventricule (dispositif décrit page 96). Le nerf pneumogastrique est excité électriquement (excitation rythmée, au moyen d'un trembleur) ; cette excitation commence en A et se termine en B.

Étudiez le graphique, et répondez par écrit aux questions suivantes :

- Quelle est, en dehors de toute excitation du pneumogastrique, la fréquence des battements du cœur de cette grenouille ?
- Quelle est la fréquence d'excitation du pneumogastrique ?
- Que devient la fréquence des battements du cœur sous l'action de l'excitation ici appliquée au pneumogastrique ?
- Combien de temps s'écoule-t-il, à partir du début de l'excitation, jusqu'à ce que le cœur prenne son nouveau rythme ?
- Quand cesse l'excitation du pneumogastrique, en combien de temps le cœur retrouve-t-il son rythme propre ?

● Action des nerfs orthosympathiques sur le cœur

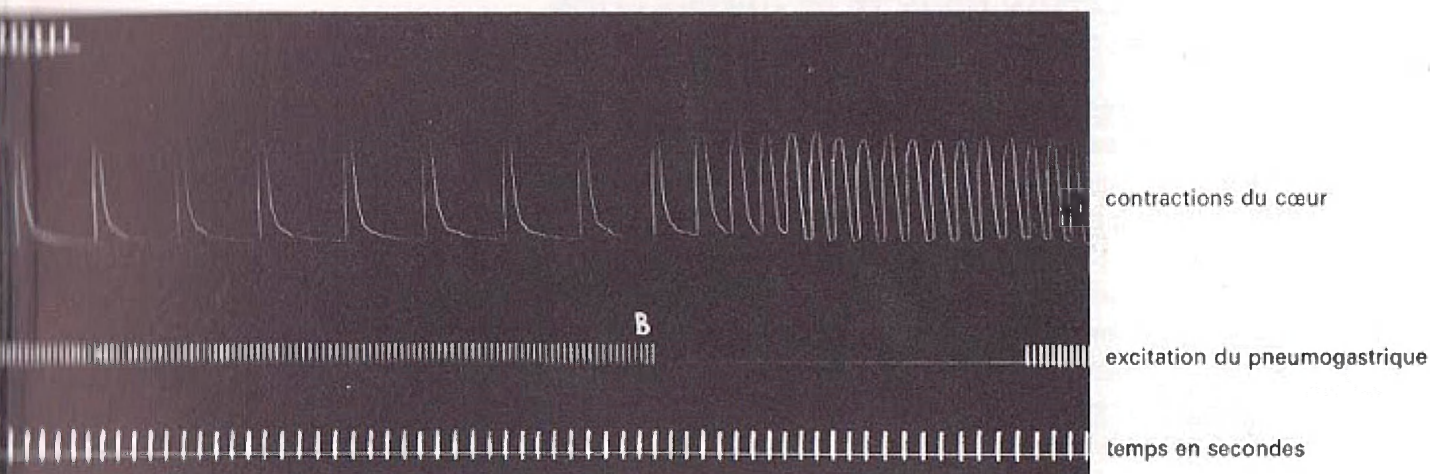
La figure **5** représente l'enregistrement des battements du cœur chez un chien (au moyen d'un dispositif semblable à celui qui a été indiqué précédemment pour la grenouille, la pince cardiographique étant attachée à la pointe du cœur). L'excitation des nerfs orthosympathiques cardiaques est indiquée par le trait blanc épais AB (excitation rythmée, au moyen d'un courant alternatif).

Étudiez cette figure et répondez aux questions suivantes :

- Quel est l'effet de l'excitation des nerfs orthosympathiques sur le rythme du cœur ?
- Cet effet de l'excitation est-il immédiat ?
- Lorsque l'excitation cesse, ses conséquences prennent-elles fin aussitôt ?

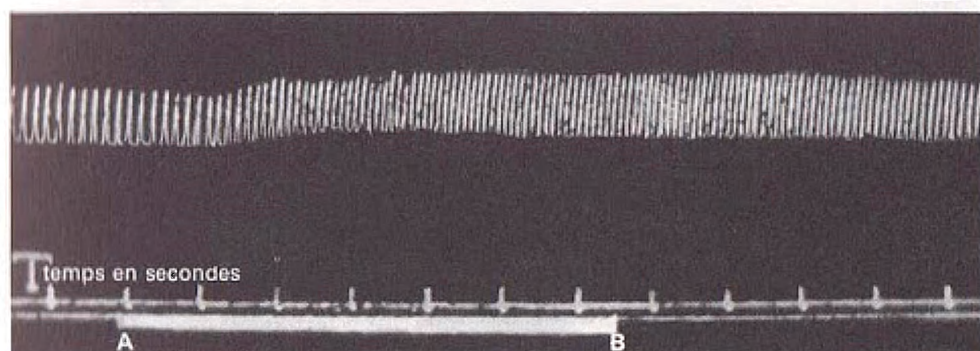
4 ACTION DE L'ADRÉNALINE ET DE L'ACÉTYLCHOLINE SUR LE CŒUR

L'acétylcholine et l'adrénaline sont deux substances organiques qui existent dans l'organisme et y interviennent constamment ; elles agissent en particulier sur le cœur. L'acétylcholine est le médiateur chimique du

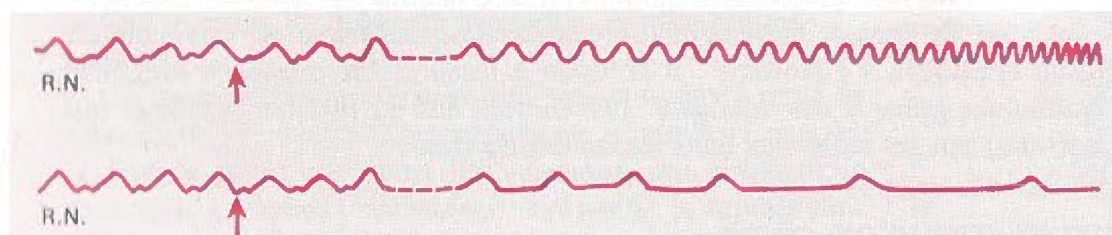


4

5



6



système parasympathique (voir ci-après, page 104), dont fait partie le nerf pneumogastrique. L'adrénaline est l'une des hormones des capsules surrénales; elle est très proche, par sa formule et ses propriétés, de la noradrénaline, médiateur chimique des nerfs orthosympathiques (voir page 104).

La figure 6 représente 2 tracés obtenus avec un cœur de Tortue isolé et perfusé, au

moyen d'un dispositif semblable à celui de la figure 7 (page 101). Au début, le cœur est perfusé par du liquide de Ringer normal (R. N.); à l'instant indiqué par la flèche, on a ajouté par le tube A (voyez la figure 7) de l'adrénaline (tracé du haut) ou de l'acétylcholine (tracé du bas). Quelle est l'action de chacune de ces deux substances sur la fréquence et l'amplitude des contractions du cœur de Tortue ?

1 OBSERVATION DIRECTE ET OBSERVATION CINÉMATOGRAPHIQUE DES CONTRACTIONS DU CŒUR

L'observation directe des contractions du cœur peut se faire facilement chez la Grenouille (voir page 95). Chez un Mammifère, l'ouverture de la cage thoracique impose la mise en place d'un dispositif de respiration artificielle (insufflation d'air dans la trachée-artère, au rythme de la respiration normale). Moyennant cette précaution, l'animal peut être maintenu en vie et le cœur peut continuer à battre à son rythme normal pendant plusieurs heures ; si l'on arrête la respiration artificielle, au contraire, le cœur cesse de battre après quelques instants.

En regardant battre le cœur d'un cobaye, par exemple, on voit bien la périodicité régulière de son fonctionnement, mais il est difficile d'analyser ce fonctionnement à cause de la vitesse des battements (120 par minute. Il y a 75 battements par minute chez l'Homme). Si l'on cinématographie les battements du cœur de façon qu'à la projection ils soient, par exemple, 4 fois plus lents, on voit, au cours de chaque battement, se succéder la contraction des oreillettes et celle des ventricules. Une *révolution cardiaque* comprend trois phases : systole auriculaire (ou contraction de l'oreillette), systole ventriculaire, diastole générale (repos du cœur). Mais l'analyse de la révolution cardiaque ne peut être poussée plus loin qu'en employant une méthode d'enregistrement graphique, la *cardiographie*.

2 CARDIOGRAPHIE

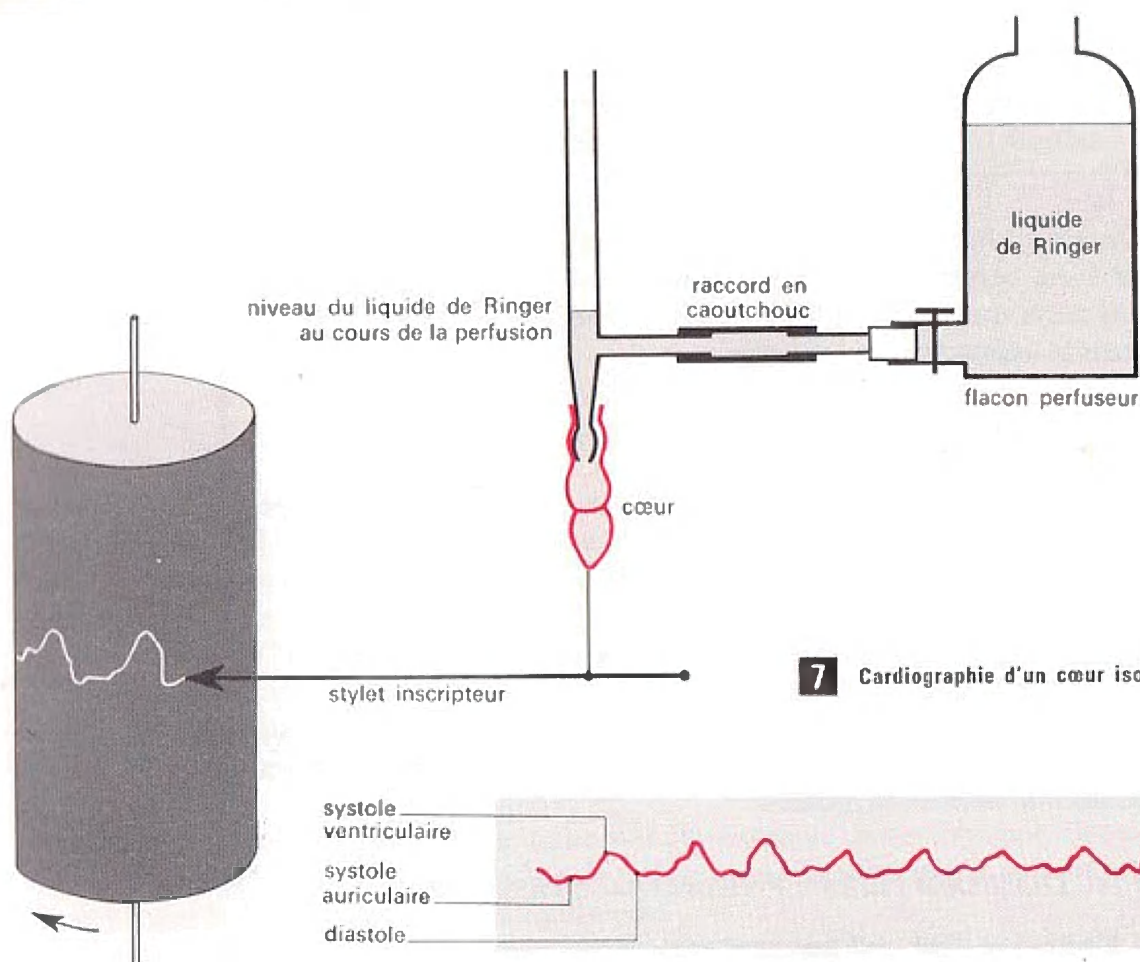
On appelle *cardiographie* l'enregistrement des contractions du cœur par un procédé semblable à celui qui est employé pour les muscles striés (chapitre 6). Cette méthode a été étudiée en Travaux pratiques dans le cas du cœur de Grenouille (pages 96 à 98) ; il s'agissait là de *cardiographie extracardiaque* ; elle est applicable également, comme nous allons le voir ci-après, au cœur isolé et perfusé. La *cardiographie intracardiaque* permet d'enregistrer, au moyen de sondes introduites dans le cœur d'un animal, les variations de pression qui se produisent dans les cavités du cœur au cours de chaque battement. Le *cathétérisme cardiaque* est une méthode semblable appliquée à l'Homme ; il consiste à mesurer les pressions sanguines intracardiaques grâce à des sondes et tuyaux très fins en matière plastique que l'on introduit par les vaisseaux dans les cavités du cœur.

3 AUTOMATISME DU CŒUR

Un appareil automatique est un appareil qui fonctionne sans intervention extérieure. De même, un organe automatique est un organe qui possède en lui-même les causes de son fonctionnement ; sous certaines conditions, il peut fonctionner lorsqu'il est séparé du corps. Tel est le cas du cœur.

● Mise en évidence

Si l'on extrait le cœur d'une Grenouille (voir page 95) et si on le dépose sur une planchette, il se dessèche et cesse de battre après quelques minutes. Il ne bat guère plus longtemps si on le met dans l'eau. (Dans l'organisme, le cœur est baigné par le sang de l'animal.) Isolé, le cœur de Grenouille peut continuer à battre une



7 Cardiographie d'un cœur isolé de grenouille.

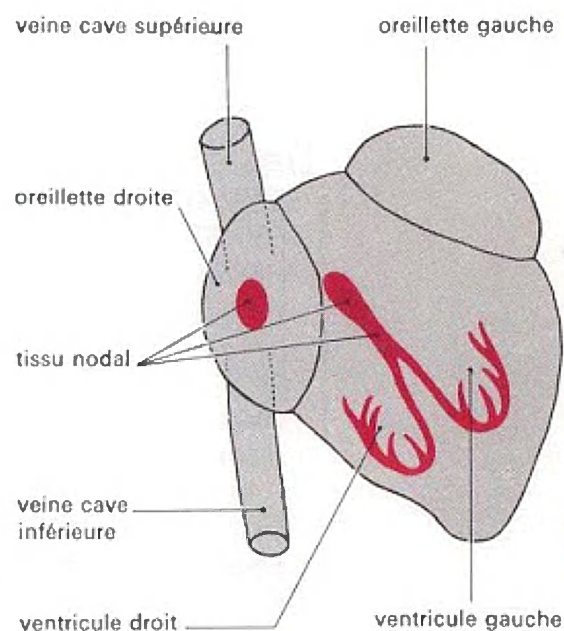
8 Cardiogramme obtenu avec le montage de la figure 7.

heure, ou plus longtemps, si on le met dans une solution contenant des sels minéraux dans des proportions déterminées, par exemple le *liquide de Ringer* (page 95). Le fonctionnement du cœur isolé est plus régulier et dure plus longtemps si l'on réalise une *perfusion*, c'est-à-dire si l'on établit un courant de liquide de Ringer à travers les cavités du cœur (oreillettes et ventricule). Il est alors possible de réaliser la cardiographie du cœur isolé **7** et **8**, ce qui permet de faire de nouvelles études (figure **6** page 99).

Un cœur de Mammifère est plus exigeant qu'un cœur de Grenouille ; le muscle étant plus épais, il faut faire circuler le liquide nourricier dans les vaisseaux qui irriguent le myocarde (*vaisseaux coronaires*). En outre, le liquide doit être maintenu à 37°, et contenir du glucose et de l'oxygène, nécessaires à la nutrition des fibres musculaires.

• Origine de l'automatisme cardiaque : le tissu nodal

La structure du muscle cardiaque a été étudiée page 42. Le fonctionnement automatique du cœur, dans le cas des Mammifères, est dû à l'activité d'un tissu particulier, le *tissu nodal*, dont on peut voir la répartition sur la figure **9**. Le tissu nodal a la structure d'un tissu musculaire embryonnaire ; il doit son nom au fait qu'il constitue plusieurs masses que l'on a appelées *nœuds*.



9

On a vu, chez la Grenouille, que le cœur continuait à battre après la destruction de l'axe cérébro-spinal ; il en est de même chez un Mammifère, après section des nerfs qui parviennent au cœur. Indiquons quels sont ces nerfs, pour étudier ensuite leur action et leur rôle.

1 DESCRIPTION DE L'INNERVATION DU CŒUR

Le cœur possède une double innervation **10**. D'une part, il reçoit une branche de chacun des deux nerfs *pneumogastriques* (ou nerfs vagues : 10^e paire de nerfs crâniens, se détachant du bulbe rachidien) ; d'autre part, il reçoit des nerfs *orthosympathiques* provenant des premiers ganglions des chaînes orthosympathiques droite et gauche, ganglions eux-mêmes rattachés à la moelle épinière, nous le savons. Tous ces nerfs se ramifient à la partie supérieure du cœur et dans la région de la crosse de l'artère aorte, où ils forment un réseau nerveux appelé *plexus cardiaque* ; du plexus cardiaque partent les courtes fibres nerveuses qui se terminent dans le myocarde.

2 ACTION DES NERFS PNEUMOGASTRIQUES

● Excitation d'un nerf pneumogastrique

Chez les Mammifères, les nerfs pneumogastriques passent dans le cou, de chaque côté de la trachée-artère ; c'est dans cette région que l'on peut mettre à nu ces deux nerfs, sur un animal anesthésié bien entendu. On observe les battements du cœur en ouvrant la cage thoracique afin de mettre le cœur à nu, mais on doit maintenir l'animal en vie au moyen d'une respiration artificielle.

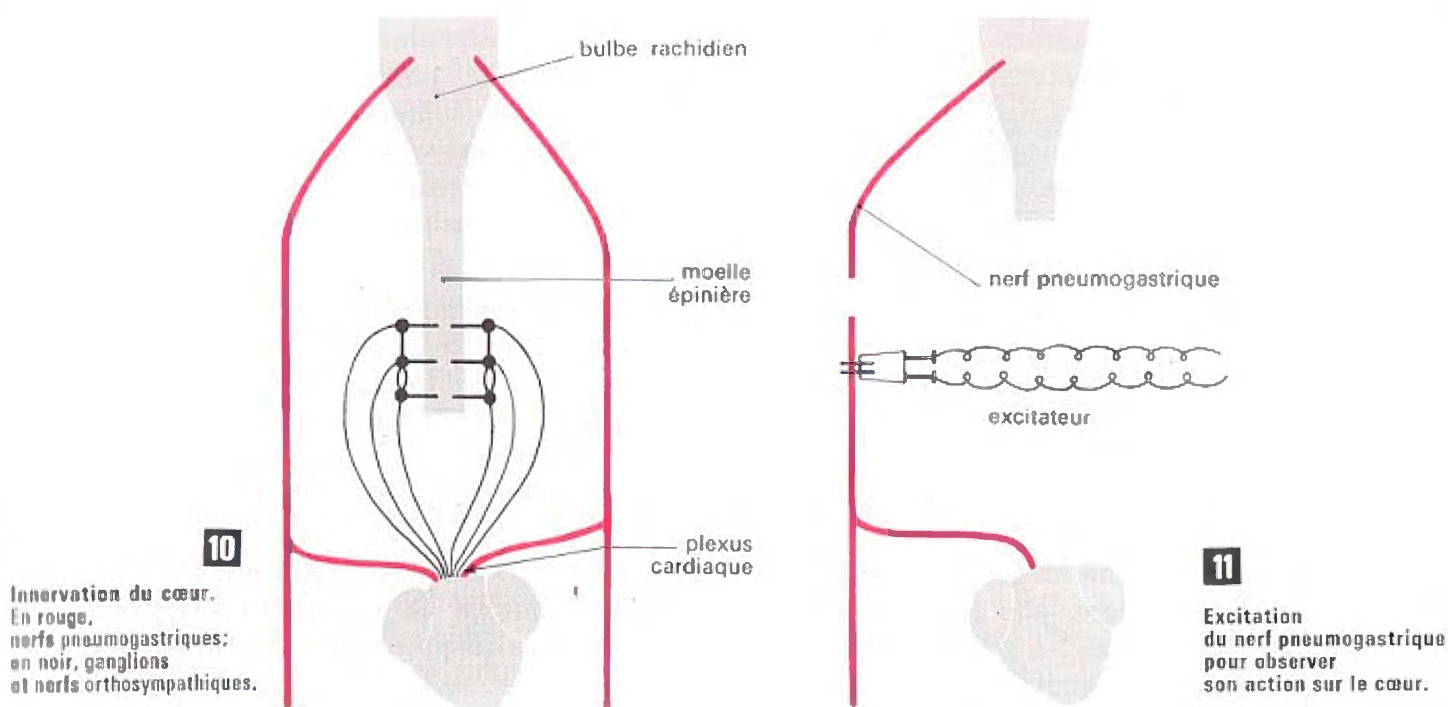
Pour que l'excitation du nerf pneumogastrique ne soit pas transmise au bulbe rachidien en même temps qu'au cœur, on doit couper le nerf et poser son bout périphérique sur l'excitateur **11**.

Une seule excitation (fermeture ou ouverture d'un circuit, en courant continu) est sans effet ; mais des excitations rapidement répétées (avec un trembleur, ou en employant le courant alternatif) provoquent un ralentissement des battements du cœur. De plus, à chaque diastole, le cœur se gonfle plus qu'il ne le fait dans son fonctionnement normal, ce qui indique qu'il résiste moins à la distension due au remplissage par le sang (on dit aussi que son tonus est diminué).

Les battements du cœur ne ralentissent que plusieurs secondes après le début de l'excitation. De même, lorsque cesse l'excitation du pneumogastrique, le cœur reprend progressivement son rythme normal, et le retrouve plusieurs secondes après la fin de l'excitation.

On voit, d'après ce qui précède, que *l'excitation du pneumogastrique ralentit les battements du cœur ; elle diminue aussi son tonus et la puissance de ses contractions*. C'est ce qu'on exprime en disant que le nerf pneumogastrique a une *action modératrice* sur le cœur, ou que ce nerf est *modérateur* du cœur.

Le ralentissement du cœur obtenu par l'excitation du pneumogastrique est plus ou moins marqué selon l'intensité de cette excitation. Avec une excitation suffisamment forte, le cœur cesse de battre ; cependant, si l'excitation du pneumogastrique se poursuit, on observe à nouveau une systole au bout de dix ou vingt secondes, puis une autre systole quelques secondes plus tard, puis d'autres encore,



plus rapprochées ; finalement le cœur bat de nouveau à son rythme normal. Ce phénomène est appelé *phénomène de l'échappement*, parce que le cœur semble « échapper » à l'action du pneumogastrique.

● Section des nerfs pneumogastriques

Si l'on coupe les deux nerfs pneumogastriques dans le cou d'un chien, il se produit une accélération importante des battements du cœur. D'après cette observation et d'autres qui la confirment, on sait que l'action modératrice des nerfs pneumogastriques est permanente ; l'excitation de l'un des pneumogastriques a pour effet d'accroître momentanément cette action, ce qui explique le ralentissement.

3 ACTION DES NERFS ORTHOSYMPATHIQUES

On peut exciter électriquement les nerfs orthosympathiques cardiaques ou les ganglions orthosympathiques dont proviennent ces nerfs. Là encore, une seule excitation est sans effet ; des excitations répétées (au rythme d'un trembleur ou du courant alternatif) provoquent une accélération du cœur et augmentent la puissance de ses contractions. Ainsi, *les nerfs orthosympathiques cardiaques sont accélérateurs du cœur, donc antagonistes des nerfs pneumogastriques* ; en outre, on peut montrer que leur action accélétratrice est, elle aussi, permanente. Par conséquent, le cœur, dans l'organisme, est continuellement soumis aux deux actions opposées des nerfs pneumogastriques et orthosympathiques.

4 MÉDIATEURS CHIMIQUES DU SYSTÈME NERVEUX

L'excitation d'un nerf modérateur ou accélérateur fait apparaître dans le contenu du cœur une substance ayant la même action que le nerf lui-même ; c'est ce qu'ont montré les expériences faites en 1921 par Læwi¹ sur le cœur de Grenouille, au moyen d'un dispositif peu différent de celui que représente la figure 7. Par la suite, ces substances ont été identifiées (modératrice : acétylcholine ; accélétratrice :

1. Otto Læwi (1873-1961), professeur de pharmacologie à l'Université de Graz de 1909 à 1938, prix Nobel de Médecine en 1936 pour ses travaux sur les médiateurs chimiques.

noradrénaline) et on a établi leur rôle de *médiateurs chimiques* : elles sont sécrétées par les fibres nerveuses à leur extrémité et c'est par leur intermédiaire que l'excitation du nerf agit sur le cœur ; c'est donc parce qu'ils donnent naissance à de l'acétylcholine que les pneumogastriques sont modérateurs du cœur et parce qu'ils produisent de la noradrénaline que les nerfs orthosympathiques sont accélérateurs ; l'acétylcholine est le médiateur du système parasympathique¹, la noradrénaline celui du système orthosympathique.

On pense que, dans tout le système nerveux, la transmission des excitations, d'un nerf à un organe ou d'un neurone à un autre, se fait grâce à des médiateurs chimiques. Un muscle strié, en particulier, se contracte sous l'influence de l'acétylcholine que les fibres du nerf moteur sécrètent au contact même des fibres musculaires.

5 RÔLE DES NERFS DU CŒUR : RÉPONSES ADAPTATIVES DU CŒUR

Le rythme du cœur se modifie souvent ; ainsi, il s'accélère lors d'une activité musculaire, une course par exemple, et la fréquence de ses battements peut passer de 75 à 110 ou 120 par minute. (On peut facilement évaluer cette accélération en comptant les pulsations.) Or, cette accélération de la circulation (accompagnée d'une accélération de la respiration) est nécessaire pour que les muscles en activité reçoivent en quantité suffisante l'oxygène et le glucose dont ils ont besoin. L'accélération du cœur est due surtout à une diminution de l'action modératrice des nerfs pneumogastriques, accessoirement à un accroissement de l'action accélératrice des nerfs orthosympathiques ; elle ne se produit pas chez un animal, un chien par exemple, que l'on force à courir après avoir coupé tous les nerfs du cœur. Un tel animal est alors incapable de soutenir l'effort musculaire qu'on lui demande et s'affaisse au bout de quelques instants. *Le rôle des nerfs du cœur est donc de modifier l'activité de cet organe de façon que l'organisme puisse s'adapter à des activités diverses ou faire face à des circonstances nouvelles.*

Le même exemple permet de constater que le fonctionnement du cœur est étroitement lié à celui des autres organes et que l'action des nerfs sur le cœur aide à maintenir l'équilibre physiologique de l'organisme. Voyons, en effet, ce qui détermine — pour une part — l'accélération des battements du cœur lors d'un exercice musculaire. Il faut savoir que le bon fonctionnement des organes exige que la pression artérielle (pression du sang dans les artères) — qui subit des variations, au rythme du cœur et de la respiration — conserve une valeur moyenne constante. Or, dans des muscles en activité, de nombreux capillaires se dilatent, ce qui permet aux muscles d'être plus abondamment ravitaillés, mais tend à diminuer la pression artérielle. Par ailleurs, l'activité musculaire dégage de la chaleur et met en jeu divers mécanismes qui empêchent la température du corps de s'élever ; de nombreux vaisseaux de la peau se dilatent (on devient rouge) et le sang qui circule à la surface du corps cède à l'air une plus grande quantité de chaleur, mais il y a encore là une cause de diminution de la pression artérielle. Malgré cela, la pression artérielle moyenne garde la même valeur, en particulier grâce à l'accélération et au renforcement des battements du cœur. Comment cela est-il possible ? Il se trouve, en plusieurs endroits de l'appareil circulatoire (notamment dans la région de la crosse de l'aorte), des terminaisons nerveuses qui sont sensibles à des changements de pression artérielle. Naturellement, nous ne sentons pas ces variations de pression (il s'agit là d'un cas de sensibilité incons-

1. Voir ci-après, page 105, *système nerveux et vie végétative*.

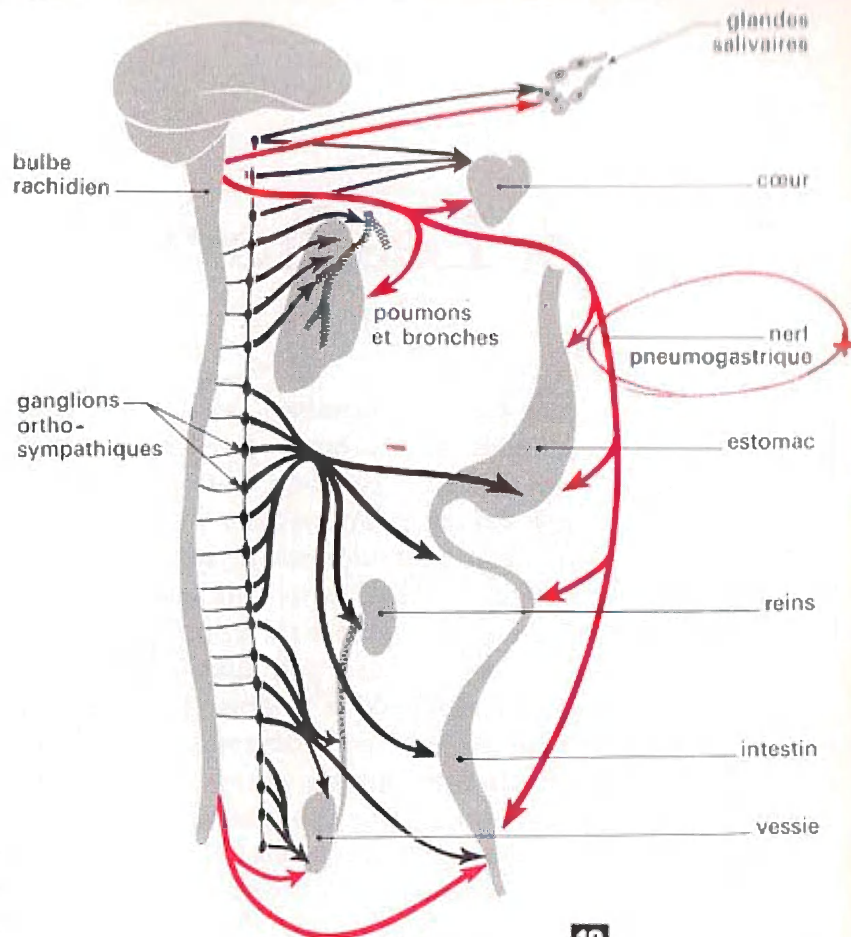
ciente), mais elles déterminent des réflexes, dont certains agissent sur le cœur. Ainsi, une faible diminution de pression artérielle provoque une accélération des battements du cœur, ce qui tend à augmenter la pression artérielle et à compenser la diminution ; inversement, une faible augmentation de pression provoque un ralentissement des battements du cœur, ce qui tend à diminuer la pression et à compenser l'augmentation. Par suite, la pression artérielle moyenne reste constante. On voit que *le cœur joue un rôle important dans la régulation de la pression artérielle*, (d'autres mécanismes participent en même temps à cette régulation).

SYSTÈME NERVEUX ET VIE VÉGÉTATIVE

Les nerfs pneumogastriques et les nerfs du système orthosympathique agissent sur d'autres organes que le cœur ; citons, par exemple, l'estomac : les nerfs pneumogastriques activent et les nerfs orthosympathiques ralentissent les contractions de cet organe. Par ailleurs, plusieurs nerfs agissent, comme les nerfs pneumogastriques, à l'opposé des nerfs du système orthosympathique ; ces nerfs, dont certains se détachent du bulbe rachidien — comme les pneumogastriques — et d'autres de la moelle épinière, constituent, avec les nerfs pneumogastriques, un ensemble appelé **système parasympathique**. La plupart des viscères, des glandes, des vaisseaux sanguins, sont innervés à la fois par le système orthosympathique et le système parasympathique **12**, qui ont souvent, comme pour le cœur et l'estomac, des actions opposées (on dit alors que ces deux systèmes sont antagonistes). C'est pour souligner à la fois cette communauté et cette opposition d'action que les deux systèmes ont été désignés par le même mot — sympathique¹ — précédé de préfixes différents — ortho ou para.

Contrairement au système orthosympathique, le système parasympathique n'a pas pu être distingué par la dissection (les nerfs qui le constituent partent du bulbe rachidien ou de la moelle épinière) ; c'est pourquoi nous ne l'avons pas décrit dans le chapitre « Organisation du système nerveux ».

Les systèmes ortho et parasympathiques règlent l'activité des organes des fonctions de nutrition ou organes de la vie végétative ; pour cette raison, l'ensemble de ces deux systèmes est appelé **système nerveux végétatif**. Le système nerveux végétatif agit par des réflexes dont les centres se trouvent dans l'axe cérébro-spinal, principalement le bulbe rachidien et la moelle épinière. Le cerveau agit aussi, par l'intermédiaire du système nerveux végétatif, sur le fonctionnement des divers organes ; il s'établit ainsi des relations entre la vie mentale et la vie du corps (phénomènes *psychosomatiques*, du grec *psychê*, âme, et *soma*, corps).



12

Système nerveux végétatif.
En rouge, système parasympathique ;
En noir, système orthosympathique.

1. L'origine de cette dénomination est rappelée page 30.

8. Les hormones

Les glandes digestives (glandes salivaires, glandes de l'estomac, pancréas) sécrètent des sucs qui s'écoulent dans le tube digestif par des *canaux excréteurs* ; une glande sudoripare sécrète la sueur, qui s'écoule à la surface de la peau par un canal excréteur. De telles glandes sont appelées *glandes à sécrétion externe* (ou **glandes exocrines**).

Il y a **sécrétion interne** quand les produits sécrétés sont déversés dans le sang, milieu intérieur du corps ; une *glande à sécrétion interne* (ou **glande endocrine**) ne possède pas de canal excréteur. Les principales sécrétions internes sont : la production de CO_2 par toutes les cellules (CO_2 est un déchet), la sécrétion de glucose par le foie (le glucose est un aliment pour les cellules), enfin les sécrétions d'**hormones**. Des corrélations humorales sont assurées par les hormones. Deux de ces actions hormonales seront étudiées dans le présent chapitre.

LA SÉCRÉTINE ET SON RÔLE

1 ÉTUDE D'UN TEXTE DE BAYLISS ET STARLING SE RAPPORTANT À LA DÉCOUVERTE DE LA SÉCRÉTINE

La sécrétine et son rôle dans le déterminisme de la sécrétion du suc pancréatique ont été découverts en 1902 par les physiologistes britanniques William Bayliss (1860-1924) et Ernest Starling (1868-1927). Pour bien comprendre la valeur et la signification de leur travail, il faut savoir quel était, avant leurs recherches, l'état du problème qu'ils ont étudié.

● Le problème du déterminisme de la sécrétion du suc pancréatique avant Bayliss et Starling

Les canaux excréteurs du pancréas débouchent dans le *duodénum*, partie de l'intestin grêle qui suit le pylore. (Le *pylore* est

l'orifice qui fait communiquer l'estomac et l'intestin ; la partie de l'intestin qui suit le duodénum s'appelle *jéjunum*.) Cette disposition est sensiblement la même chez le Chien et chez l'Homme **1**. Pour se rendre compte directement d'une sécrétion de suc pancréatique, on peut réaliser une *fistule* pancréatique en suturant à la peau de l'abdomen un fragment de duodénum portant l'extrémité du canal pancréatique principal. On constate alors que, tarie pendant le jeûne, la sécrétion pancréatique apparaît seulement 20 à 30 minutes après le début d'un repas, augmente rapidement, puis se prolonge pendant une demi-journée en diminuant progressivement. La sécrétion du suc pancréatique est donc liée au repas, mais ne se produit qu'après un délai très net.

Différents auteurs, dont Pavlov et ses élèves, ont montré, vers la fin du 19^e siècle, que cette sécrétion commençait avec l'entrée du chyme (bouillie d'aliments incomplètement digérés mêlés de suc gastrique acide) dans le duodénum. L'acide chlorhydrique contenu dans le suc gastrique apparaissait, dès cette époque, comme l'excitant habituel de la sécrétion pancréatique. Son action s'exerce sur la paroi du duodénum et sur le premiers tiers du jéjunum. Comment l'acide chlorhydrique provoque-t-il la sécrétion pancréatique ? Ce n'est pas en pénétrant dans le sang, car il ne se produit pas de sécrétion du pancréas si l'on injecte une solution acide dans l'appareil circulatoire d'un animal à jeun. L'explication la plus plausible, vers 1900, supposait l'intervention de phénomènes réflexes analogues à ceux qui déclenchent la sécrétion salivaire.

● Extrait du mémoire de Bayliss et Starling

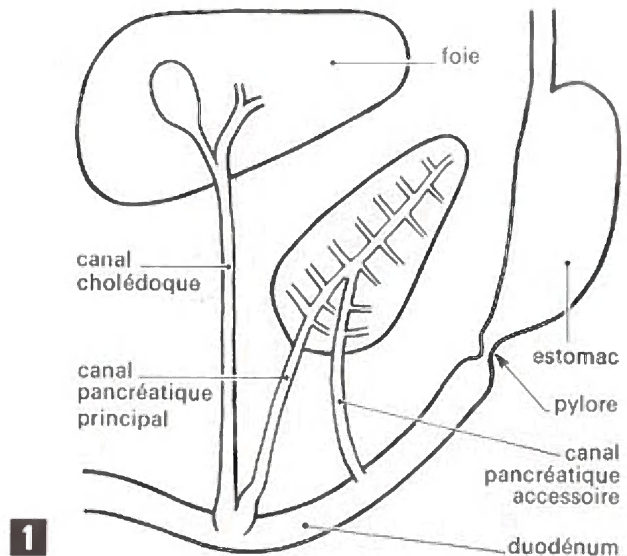
Les expériences de Bayliss et Starling ont été faites sur des chiens anesthésiés n'ayant pas pris de repas depuis dix-huit à vingt-quatre heures, et dont la respiration était entretenue artificiellement ; l'écoulement du suc pancréatique était enregistré graphiquement, grâce à une fistule du canal pancréatique.

Voici la description que les auteurs donnent d'une de leurs expériences :

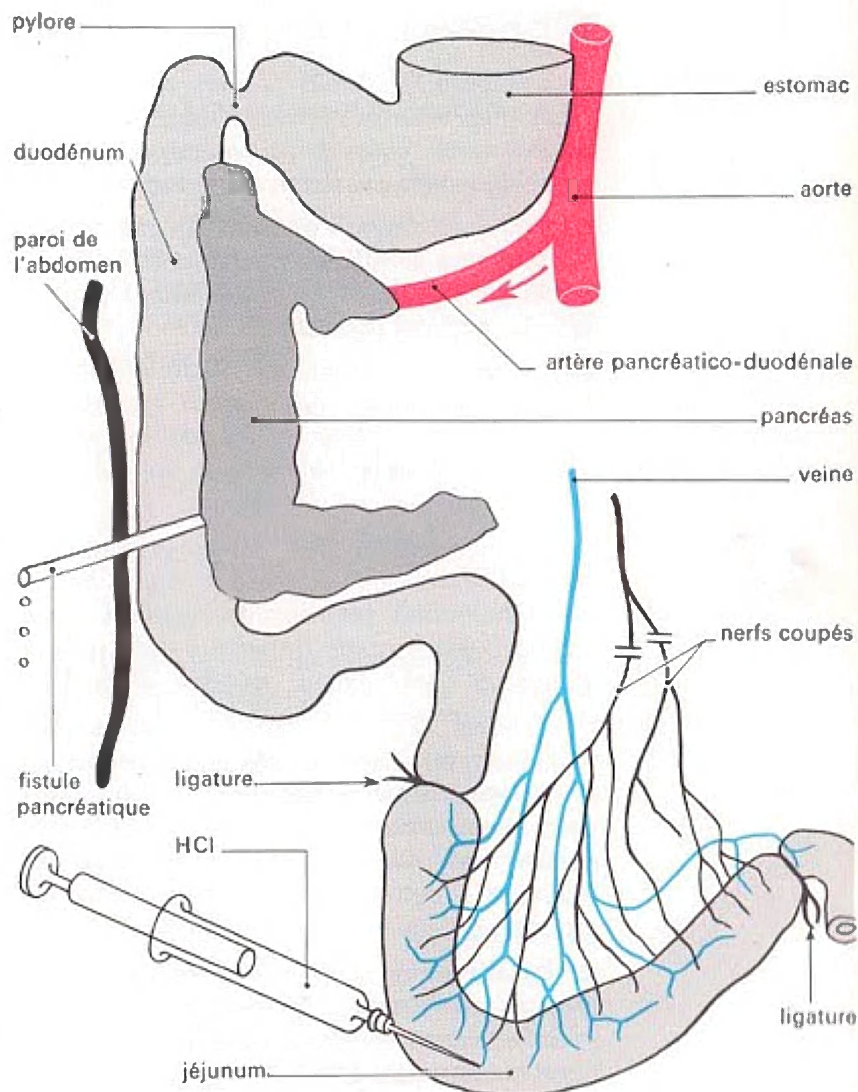
« Sur une chienne de 6 kilogrammes environ, qui avait été nourrie dix-huit heures auparavant, une anse du jéjunum est liée à ses deux extrémités ; tous les nerfs qui y aboutissent sont soigneusement disséqués et coupés, de sorte que cette partie de l'intestin n'est plus reliée au corps que par ses artères et ses veines ; une canule est placée dans le canal excréteur du pancréas, et l'on met en place le dispositif d'enregistrement graphique des gouttes secrétées. L'introduction de 20 cm³ de HCl à 0,4 % dans le duodénum produit une sécrétion d'une goutte toutes les vingt secondes environ, pendant six minutes ; mais l'introduction de 10 cm³ du même acide dans l'anse du jéjunum isolée produit le même résultat **2**. Puisque cette partie de l'intestin était privée de toute connexion nerveuse avec le pancréas, la conclusion inévitable était que l'effet était produit par quelque substance pénétrant dans les veines de l'anse de jéjunum en question et entraînée par la circulation jusqu'aux cellules pancréatiques. Wertheimer et Lepage ont montré que l'introduction d'acide dans la circulation n'a pas d'effet sur la sécrétion pancréatique ; la substance que nous recherchions ne pouvait donc pas être l'acide lui-même. Mais il y a, entre la lumière de l'intestin et les vaisseaux, une couche épithéliale dont les cellules, on le sait, sont douées de fonctions nombreuses et importantes. La suite de notre expérience était donc simple : prélever l'anse de jéjunum, en ôter la muqueuse, broyer celle-ci dans un mortier avec du sable et de l'acide chlorhydrique à 0,4 %, filtrer pour éliminer les morceaux et le sable, injecter l'extrait dans une veine. Le résultat est le suivant : d'abord une forte chute de la pression sanguine due, comme nous le montrerons plus loin, à une substance distincte de celle qui agit sur le pancréas ; ensuite, après une période latente de 70 secondes environ, se produit un écoulement de suc pancréatique, à une vitesse deux fois plus grande qu'au début de l'expérience, lorsqu'on introduisait l'acide dans le duodénum. »

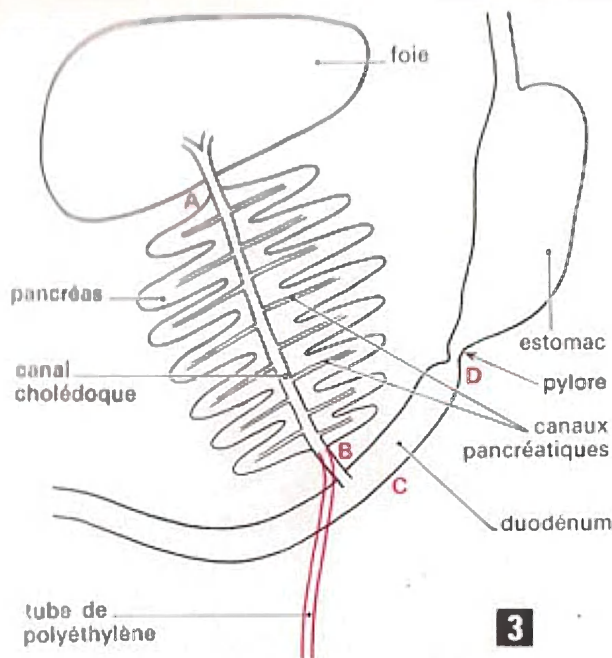
Bayliss et Starling appelèrent *sécrétine* la substance agissant sur le pancréas¹.

1. Ayant trouvé que la *substance dépressive* pouvait être extraite de la muqueuse intestinale par l'alcool absolu, dans lequel elle est soluble alors que la *sécrétine* ne l'est pas, Bayliss et Starling ont pu préparer une solution de sécrétine dépourvue de substance dépressive.



2 Schéma du premier temps de l'expérience de Bayliss et Starling.





● Exercices sur le texte de Bayliss et Starling

1. Résumez ce texte en quelques lignes de façon à faire ressortir l'essentiel des expériences réalisées et de leurs résultats, ainsi que les conclusions tirées de ces résultats.

2. Questions (répondez par écrit) :

a. Pourquoi est-il précisé que l'animal avait été nourri dix-huit heures avant l'expérience ?

b. Pourquoi réalise-t-on un enregistrement graphique de la sécrétion pancréatique ?

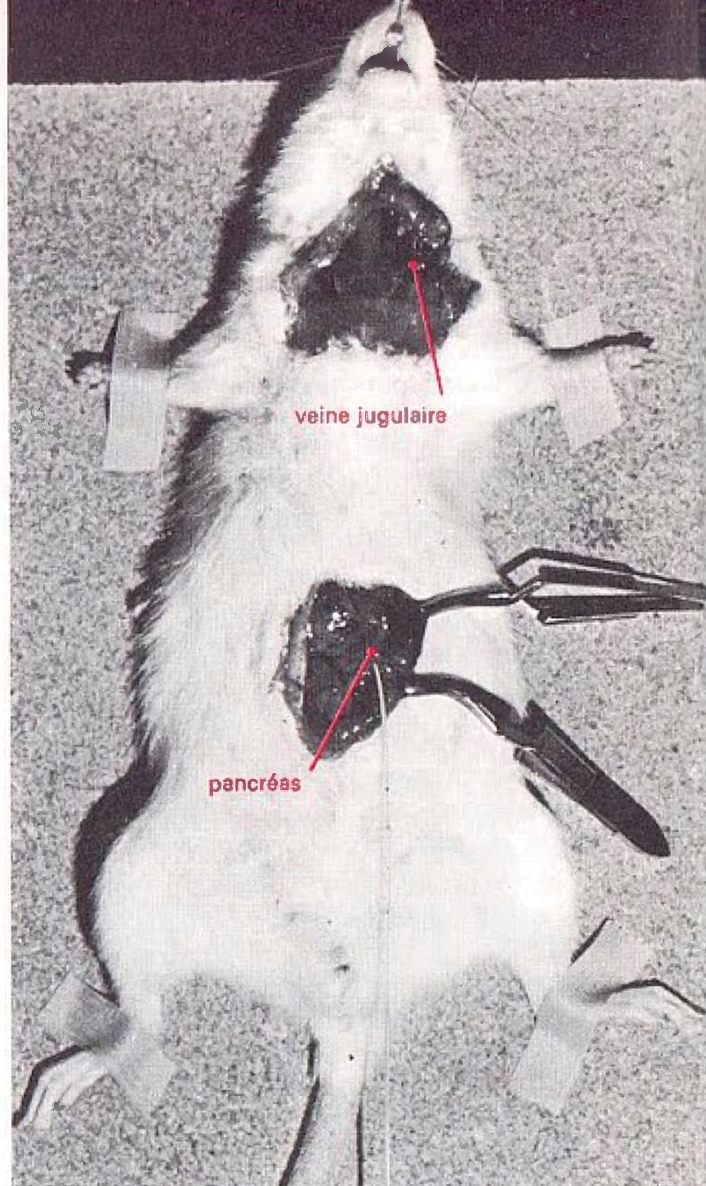
c. Pourquoi Bayliss et Starling ont-ils fait, sur le même animal, des expériences portant sur le duodénum et des expériences portant sur une anse de jéjunum ?

d. Pensez-vous que les expériences ici décrites établissent l'existence d'une corrélation humorale *entre le duodénum et le pancréas* ? Que votre réponse soit positive ou négative, donnez vos raisons.

e. Si vous pensez que les expériences ici décrites établissent l'existence d'une corrélation humorale, précisez, en justifiant votre réponse, entre quels organes — ou parties d'organes — elle existe, et faites un schéma indiquant les relations ainsi établies.

f. Pensez-vous qu'il existe des corrélations nerveuses entre duodénum et jéjunum, d'une part, et pancréas, d'autre part ? Les expériences ici décrites permettent-elles de répondre à cette question ? Justifiez votre réponse, qu'elle soit positive ou négative.

g. Pensez-vous que les expériences ici décrites permettent de connaître le mécanisme déterminant la sécrétion du suc pancréatique qui se produit lors d'un repas ? Si votre



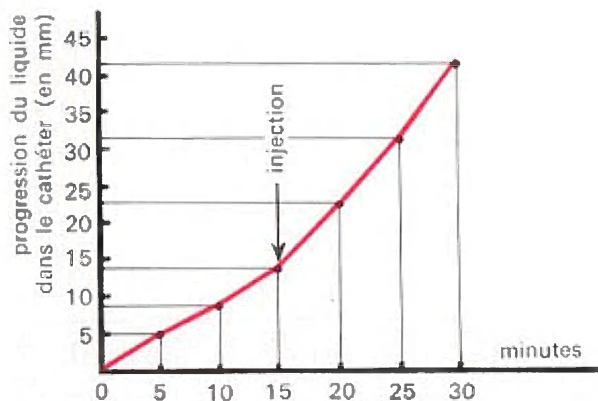
4 Expérience se rapportant à la sécrétion du suc pancréatique chez le Rat. (Les pinces servent à maintenir la peau et la paroi abdominale.)

réponse est positive, justifiez-la. Si votre réponse est négative, efforcez-vous de trouver comment ces expériences devraient être complétées pour permettre de répondre à la question posée.

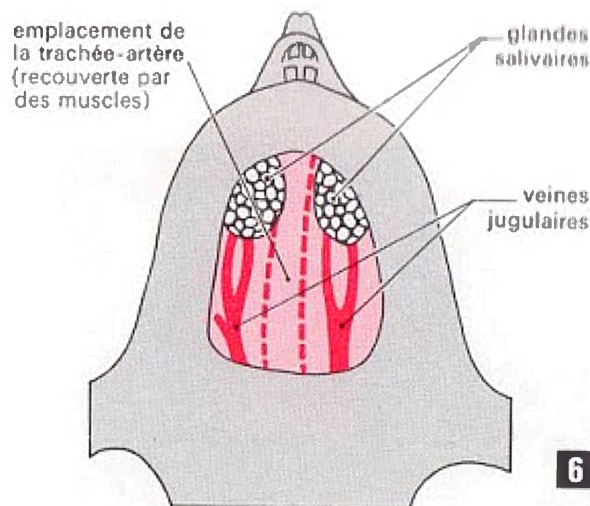
2 EXPÉRIENCES SUR LE DÉTERMINISME DE LA SÉCRÉTION DU SUC PANCRÉATIQUE CHEZ LE RAT

Préparation de l'animal

La disposition du pancréas et de ses canaux excréteurs n'est pas la même chez le Rat que chez l'Homme et le Chien. Ici, le pancréas est très ramifié, et il donne naissance à de nombreux petits canaux qui débouchent dans le canal cholédoque venant du foie **3**. (Comparer avec la figure 1 page 107. Après avoir anesthésié un rat, ouvrir l'abdomen dans la région du duodénum ; introduire un cathéter dans la partie terminale du canal cholédoque, comme il est indiqué sur la figure **3**. (Le



5 Progression du liquide dans le cathéter (en mm).



6

cathéter est un tube de polyéthylène de 1 mm de diamètre et environ 1 m de longueur.) Liger le canal cholédoque en A pour arrêter l'écoulement de la bile et en B pour maintenir le cathéter en place. Le suc pancréatique s'écoule lentement dans le cathéter ; toutes les 5 minutes, pendant 15 ou 20 minutes, on marque à l'encre sur le tube le niveau atteint par le liquide. La disposition de l'animal et celle du cathéter sont indiquées par la figure **4**.

Première expérience

- On isole une portion du duodénum par des ligatures en C et D **3** ; dans la partie ainsi isolée, on injecte 1/2 ml de solution d'HCl décinormale. On continue ensuite à marquer toutes les 5 minutes le niveau dans le cathéter pour mesurer la progression du liquide. Les résultats figurent sur le tableau suivant (mesures faites pour 6 périodes de 5 minutes, dont 3 avant et 3 après l'injection d'HCl) :

Périodes de 5 minutes	1 ^{re}	2 ^e	3 ^e	Injection d'HCl	4 ^e	5 ^e	6 ^e
Progression du liquide dans le cathéter (en mm)	5	4,5	5		8	9	9

D'après ces résultats et l'étude de la courbe **5**, dites quel est l'effet de l'injection d'HCl sur la sécrétion du suc pancréatique.

Répondez aux questions suivantes :

- Peut-on dire quelles sont les vitesses de sécrétion avant et après l'injection ?
- Peut-on comparer ces vitesses ?
- Comment la courbe fait-elle apparaître l'action de l'acide chlorhydrique ?

d. Peut-on dire si la sécrétion du suc pancréatique est due à l'action d'un acide sur les cellules du duodénum ?

Deuxième expérience

- Sur un animal préparé de la même façon que pour la 1^{re} expérience, on injecte dans une veine 1 ml de solution de sécrétine (préparation vendue dans les pharmacies). L'injection peut aisément se faire dans l'une des veines jugulaires, que l'on découvre en ouvrant la région du cou **4** et **6** ; la substance ainsi injectée se répand dans tout l'organisme. On continue à repérer le niveau du liquide dans le cathéter de façon à mesurer sa progression. Les résultats figurent sur le tableau suivant :

Périodes de 5 minutes	1 ^{re}	2 ^e	3 ^e	Injection de sécrétine	4 ^e	5 ^e	6 ^e	7 ^e	8 ^e	9 ^e	10 ^e	11 ^e
Progression du liquide dans le cathéter (en mm)	12	13	13		41	72	63	57	48	40	32	20

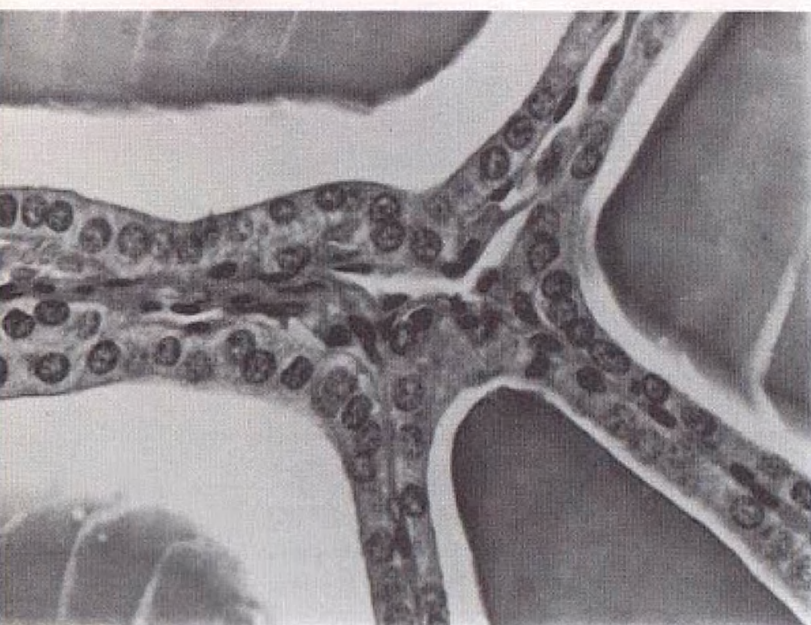
- Établissez la courbe représentant la progression du liquide en fonction du temps. D'après cette courbe, comparez les vitesses de sécrétion avant et après l'injection de sécrétine et dites quelle est l'action de la sécrétine sur la sécrétion du suc pancréatique. Que pouvez-vous dire sur le rôle que joue ici le système nerveux ?

- Si vous trouvez des ressemblances ou des différences entre l'effet d'une injection d'HCl dans le duodénum (1^{re} expérience) et celui d'une injection de sécrétine dans une veine (2^e expérience), à quoi les attribuez-vous ?



x 120 **7**

x 600 **8**



LA THYROÏDE ET L'HORMONE THYROIDIENNE

Exercice n° 1 : étude au microscope d'une coupe de thyroïde

- Examen à l'objectif faible. Explorer la préparation : elle apparaît formée essentiellement de figures plus ou moins polygonales dont la plage centrale est de coloration à peu près homogène (elle peut être creusée de taches claires à sa périphérie, ou striée, ce dernier cas étant dû à l'action du rasoir et des réactifs).

- Examen à l'objectif moyen **7**. Observer successivement plusieurs polygones : reconnaître la présence de noyaux à la périphérie de chacun d'eux. Combien de couches de noyaux trouve-t-on le plus souvent autour de chaque polygone ? En comparant ces polygones, imaginer la forme approximative dans l'espace des polyèdres — portions de thyroïde — dont ils sont les sections.

Que représente la plage colorée située à l'intérieur de chaque polyèdre ?

- Examen à l'objectif fort. Observer, avant de les dessiner, trois polyèdres voisins dans leur zone de contact **8** ; l'un des polyèdres doit être figuré entier. Chercher à voir les membranes cellulaires en faisant varier la mise au point avec la vis micrométrique.

Examiner les espaces séparant les polyèdres : y trouve-t-on du tissu conjonctif ? des vaisseaux ? (Pensez que la glande pouvait être exsangue¹ au moment de sa fixation.)

Figurez soigneusement les principaux tissus de la glande et leurs constituants. Annotez le schéma. A quelle phase de la sécrétion la partie figurée de la glande se trouvait-elle ?

Exercice n° 2

a. Un sujet présente un cancer de la thyroïde. Après ablation chirurgicale de la

1. Exsangue signifie « vide de sang ».

glande, on lui administre des extraits thyroïdiens à la dose utilisée habituellement pour ce genre de traitement. Que se passerait-il s'il ne recevait pas ces extraits ?

b. Au bout de quelques mois on s'aperçoit qu'il donne des signes d'hyperthyroïdie : son métabolisme basal augmente. On cesse alors l'administration des extraits : le métabolisme basal redevient à peu près normal. Comment pouvez-vous expliquer ces états successifs ?

Exercice n° 3. Action de la thyroxine sur la métamorphose des têtards

a. Croissance et métamorphose des têtards :

Au début du printemps, recueillir une ponte de Grenouille ou de Crapaud dans une mare ou bien dans un aquarium au laboratoire. Les œufs fécondés seront répartis par petits groupes dans des cuvettes avec juste assez d'eau pour les recouvrir (éviter l'eau du robinet, qui peut contenir des produits toxiques chlorés ou autres). L'éclosion se produira une à trois semaines plus tard, selon la température. Avant l'éclosion, on peut voir les embryons se retourner dans la coque gélatineuse de l'œuf, puis la jeune larve se libère et vient se fixer sur la ponte ou sur la paroi de la cuvette.

Prélever les larves dès l'éclosion et les installer dans un aquarium préparé depuis 15 jours environ et garni de plantes aquatiques (Myriophylles, Élodées) : une cinquantaine de têtards au maximum (provenant tous de la même ponte) dans dix litres d'eau.

Les toute jeunes larves ne mangent pas et sont munies de branchies externes. Bientôt la bouche se forme ; les branchies disparaissent sous un repli cutané ; la larve prend l'aspect d'un têtard, elle nage activement et se nourrit des végétaux et des microorganismes de l'aquarium. Ajouter à l'eau une rondelle (fine comme du papier) de pomme de terre ou un dé à coudre de

salade cuite. Enlever l'excès de nourriture si, les jours suivants, l'eau se trouble. Pour renouveler l'eau, utiliser un second aquarium préparé 15 jours à l'avance comme le 1^{er}.

Au cours de leur croissance, les têtards passent par divers stades avec changements de forme caractéristiques : une métamorphose se produit (voir le cours de 6^e). Bien qu'il y ait passage progressif d'un stade à l'autre, il est commode de prendre quelques repères ; le plus souvent on distingue les stades suivants :

- Pas de trace de pattes.
- Bourgeons blanchâtres près de la naissance de la queue.
- Pattes postérieures visibles, mais très petites (voir fig. 15 p. 117).
- Pattes postérieures plus grandes, mais allongées parallèlement à la queue.
- Pattes encore plus grandes.
- Pattes postérieures fléchies comme chez l'adulte.
- Formation d'un étranglement au milieu du corps, on commence à distinguer une tête et un tronc.
- Présence de membres antérieurs.
- Réduction de la queue (fig. 15 p. 117).
- Résorption complète de la queue.

Utiliser de préférence, pour les expériences suivantes, des têtards ayant des pattes postérieures encore très petites. Préparer à l'avance, comme les aquariums, des cristalliseurs d'un litre ; les garnir de quelques plantes. Le moment venu, placer dans chaque récipient une dizaine de têtards que l'on nourrit avec une pincée de daphnies séchées (très peu à la fois, 2 fois par jour). Étiqueter les récipients de façon à ne pas mélanger les animaux ayant subi des traitements différents.

b. Action des extraits thyroïdiens

On se procurera des extraits thyroïdiens en comprimés de 5 cg et deux lots de 10 têtards chacun (tous au même stade de développement), placés dans deux bocal que nous désignerons par X et Y. Le bocal X servira

de témoin (noter le stade des têtards qu'il contient). Dans le bocal Y on ajoute un demi-comprimé d'extraits (inscrire sur l'étiquette la date et la quantité donnée).

Observer les têtards dans les jours qui suivent ; si aucune différenciation ne s'est produite entre les deux lots au bout de 4 jours, renouveler le traitement avec la même dose.

Noter de jour en jour tous les faits remarquables du point de vue de la forme et de l'activité des animaux ; illustrer ces notes (dessins ou photos).

Lorsque la métamorphose est accomplie dans le bocal Y ou lorsque le traitement a tué les têtards qu'il contenait, conserver ces animaux dans l'alcool avec quelques-uns des témoins (alcool à 50 %). Dessiner chaque animal. Continuer à observer les témoins jusqu'à la fin de la métamorphose.

Conclusions ?

N.B. Si l'on dispose d'un nombre suffisant de têtards, imaginer d'autres expériences — soit en utilisant d'autres doses d'extraits, soit en expérimentant sur des têtards à un stade de développement plus précoce ou plus évolué.

c. Action de la thyroxine

Se procurer de la thyroxine en ampoules de 1 cm³ (1 mg). En mettant une ampoule dans un litre d'eau, on a une solution à la concentration de 10⁻⁶ (faire toutes ces expériences avec de l'eau de source ou, à défaut, de l'eau d'Évian, de Volvic... etc...). Utiliser des têtards provenant de la même ponte et dont les pattes postérieures sont encore très petites, de préférence.

- Que doit-on faire pour obtenir des concentrations de 10⁻⁷, 10⁻⁸, 50 × 10⁻⁶, 25 × 10⁻⁶, 10 × 10⁻⁶ (un litre de chaque solution) ?

Expériences

a. Garnir des cristallisoirs d'un litre avec ces différentes solutions, ajouter dans chacun des plantes aquatiques, puis dix têtards.

Ne pas oublier le lot témoin. Étiqueter soigneusement les récipients.

Tenir un registre, jour par jour, des résultats obtenus dans les différents lots (photographies si possible). En fin d'expérience, conserver les animaux dans l'alcool (1 flacon par cristallisoir, avec l'étiquette correspondante). Continuer l'observation des témoins jusqu'à la fin de leur métamorphose.

b. Au lieu de maintenir constamment les têtards dans la solution de thyroxine, leur faire subir certains jours un bain de 7 heures dans la solution à 10⁻⁶. Entre-temps, les maintenir dans un bocal d'eau normale contenant des plantes. Lot I (témoin) : pas de bain - Lot II : un bain le 1^{er} jour - Lot III : un bain le 1^{er} et le 10^e jours - Lot IV : un bain le 10^e et le 20^e jours.

Noter à l'avance sur chaque bocal les dates choisies pour chaque lot ; souligner la date lorsque le bain a été donné.

Comme précédemment, tenir un registre, jour par jour, des résultats observés dans les différents lots et conserver les animaux en fin d'expérience.

Que conclure de ces expériences ?

Quel que soit le mode d'expérimentation, vous avez vu les têtards soumis à l'action des substances thyroïdiennes se modifier par rapport aux témoins.

- Quel est, à votre avis, l'effet principal produit par les extraits thyroïdiens ou par la thyroxine sur le développement des têtards ?

- Les résultats, dans les conditions de vos expériences, ont-ils été bénéfiques pour les animaux ?

- Mise à part la mortalité éventuelle, les animaux traités vous paraissent-ils normaux en fin d'expérience ?

- Comparez les effets de doses différentes sur des animaux identiques et ceux de doses identiques sur des animaux d'âges différents.

Pouvez-vous tirer de ces expériences quelques renseignements sur le mode d'action des hormones ?

1 RECHERCHES DE BAYLISS ET STARLING

Le texte que vous avez étudié montre que Bayliss et Starling ont découvert une substance produite par la muqueuse du jéjunum sous l'action de l'acide chlorhydrique et capable de provoquer la sécrétion du suc pancréatique. Ils l'ont appelée **sécrétine**. Son action n'est pas diminuée par l'ébullition (ce n'est donc pas une enzyme). La sécrétine est produite par la muqueuse du *duodénum* et du *début du jéjunum* ; Bayliss et Starling n'ont pu extraire d'aucune autre partie du corps une substance ayant la même action. Tous les acides (sauf l'acide carbonique) sont efficaces pour la faire apparaître. D'après les expériences de Bayliss et Starling, la sécrétine n'agissait que sur le pancréas. (On sait aujourd'hui qu'elle agit aussi sur la sécrétion du suc intestinal.)

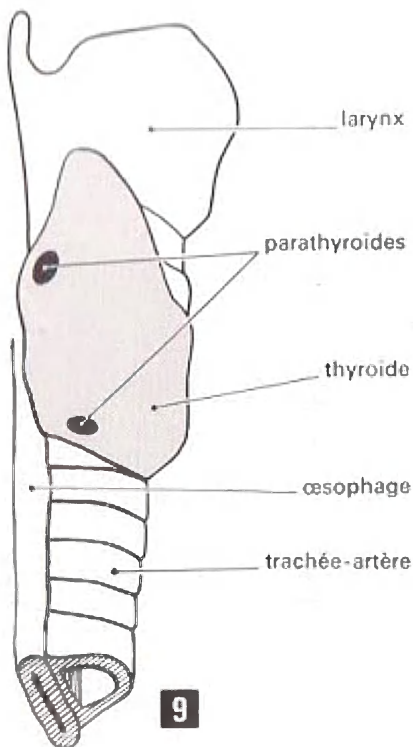
La découverte était d'importance et Bayliss et Starling en ont eu conscience, puisqu'ils écrivaient en conclusion : « On a déjà admis l'existence de relations chimiques entre certains organes, par exemple entre l'utérus et les glandes mammaires, mais nous croyons que c'est la première fois que l'on donne la preuve expérimentale directe d'un tel mode de liaison. Il est cependant probable que cette liaison duodénum-pancréas n'est qu'un exemple parmi de nombreux mécanismes semblables, dont la connaissance accroîtrait considérablement notre contrôle des diverses fonctions de l'organisme. »

2 APRÈS BAYLISS ET STARLING

Les lignes qui précèdent montrent que les deux physiologistes avaient vu au-delà de leurs expériences et de leurs résultats. Il restait à prouver que la sécrétine était effectivement présente dans le sang après action d'un acide sur la muqueuse intestinale, et particulièrement pendant la digestion, lorsque le chyme acide passe de l'estomac dans l'intestin. C'est ce qui fut démontré ultérieurement par de nombreuses expériences ; par exemple, en injectant à un chien à jeun depuis un jour du sang prélevé sur un autre chien en cours de digestion, on déclenche la sécrétion du suc pancréatique chez le premier animal.

La sécrétine a pu être purifiée et obtenue cristallisée ; c'est un polypeptide. Son existence n'empêche pas qu'il puisse y avoir un mécanisme nerveux dans le déterminisme de la sécrétion du suc pancréatique ; diverses expériences conduisent à penser qu'un tel mécanisme existe en effet. *Corrélations nerveuses et humorales peuvent donc coexister et intervenir simultanément* ; le sang transporte des messagers chimiques (hormones et autres substances), tandis que les fibres des nerfs transmettent des messages nerveux.

1 EMLACEMENT ET STRUCTURE DE LA THYROÏDE



La thyroïde (du grec *tureos*, bouclier) est une glande en fer à cheval située à la base du cou, en avant de la trachée-artère, à laquelle elle adhère au-dessous du larynx 9. Pesant 25 à 30 g, elle n'est pas visible extérieurement, mais peut s'hypertrophier et faire saillie à la base du cou sous le nom de goître. Richement irriguée par cinq artères, la thyroïde est constituée par des cellules sécrétrices groupées en vésicules remplies de la substance sécrétée, substance brunâtre et homogène appelée « colloïde » 10. Les vésicules sont reliées par un tissu conjonctif vascularisé dont les capillaires ont des contacts nombreux avec les cellules glandulaires.

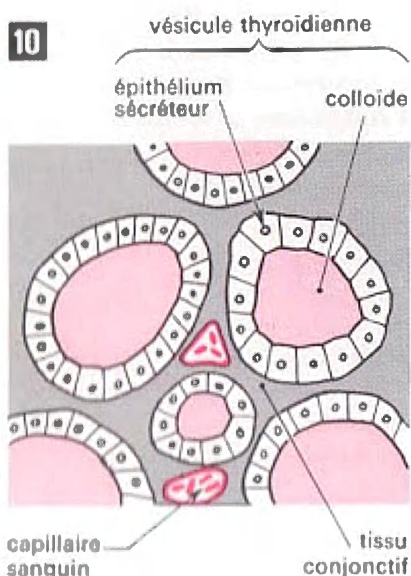
Derrière elle, et plus ou moins enfoncées dans son tissu, se trouvent quatre petites glandes, les *parathyroïdes* 9 ; chez les Mammifères herbivores, plusieurs de ces glandes sont situées à l'écart de la thyroïde, particularité qui fait choisir les Herbivores (Lapins, Moutons, Porcs...) de préférence aux Carnivores pour les études expérimentales, car l'extraction de l'ensemble des parathyroïdes (extraction difficile à éviter quand on procède à l'ablation de la thyroïde chez les Carnivores) entraîne la mort.

2 ROLE DE LA THYROÏDE

Véritable « éponge vasculaire », la thyroïde fut longtemps considérée comme un réservoir amortisseur de la circulation encéphalique. Les progrès de l'histologie permirent de considérer ses cellules comme ayant des fonctions glandulaires et de la ranger parmi les *glandes closes*, c'est-à-dire dépourvues de canal sécrétor (glandes endocrines ou à sécrétion interne). Mais il était impossible, d'après la seule connaissance de sa structure, de deviner le rôle exact de sa sécrétion. Ce rôle fut découvert grâce aux observations médicales et chirurgicales et aux expériences sur les animaux.

● Ablation de la thyroïde ; myxœdème ; hypothyroïdie

Le développement excessif de la glande (goître) peut s'accompagner dans certains cas de troubles graves que l'on s'efforce de corriger par intervention chirurgicale. L'ablation de la thyroïde n'est pas mortelle lorsqu'elle respecte la région postérieure de la glande contenant les parathyroïdes. Néanmoins l'état de l'opéré nécessite, par la suite, un traitement spécial sans lequel apparaîtraient les troubles du *myxœdème*. Ces troubles sont les suivants : la peau devient sèche, épaisse, rugueuse ; cheveux et



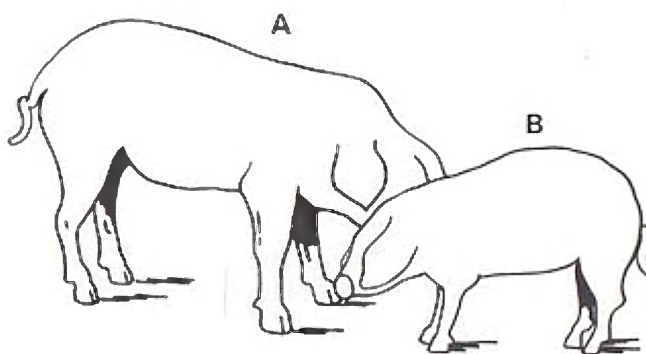
sourcils, secs et cassants, sont clairsemés; une forte desquamation se produit. L'eau, insuffisamment éliminée par les reins, les glandes sudoripares, les poumons et l'intestin, est retenue par les tissus conjonctifs où elle provoque des œdèmes ou enflures caractéristiques. La peau et les muqueuses se gonflent, d'où la bouffissure caractéristique du visage, le gonflement de la langue. Le métabolisme basal (voir livre de 1^{re} D, p. 193) diminue, le pouls est ralenti, la température s'abaisse au-dessous de la normale. Les myxœdémateux sont fatigués, apathiques et frileux.

Les symptômes du myxœdème disparaissent par absorption journalière d'extraits thyroïdiens (opothérapie¹). Ils peuvent apparaître, indépendamment de toute intervention chirurgicale, dans les cas de déficience de la glande (hypothyroïdie). L'hypothyroïdie, congénitale chez certains sujets, détermine le nanisme (par arrêt de fonctionnement des cartilages de croissance) accompagné de crétinisme (arriération mentale) et de myxœdème **11**.

● Mode d'action de la thyroïde

Il n'a pu être précisé que par expérimentation sur les animaux. Comme chez l'Homme, l'ablation de la thyroïde chez un Mammifère adulte provoque le myxœdème; chez le jeune animal, un nanisme myxœdémateux **12**.

1. Du grec *opos*, suc, et *therapia*, traitement : méthode qui corrige la déficience d'un organe par une médication à base d'extraits de cet organe.

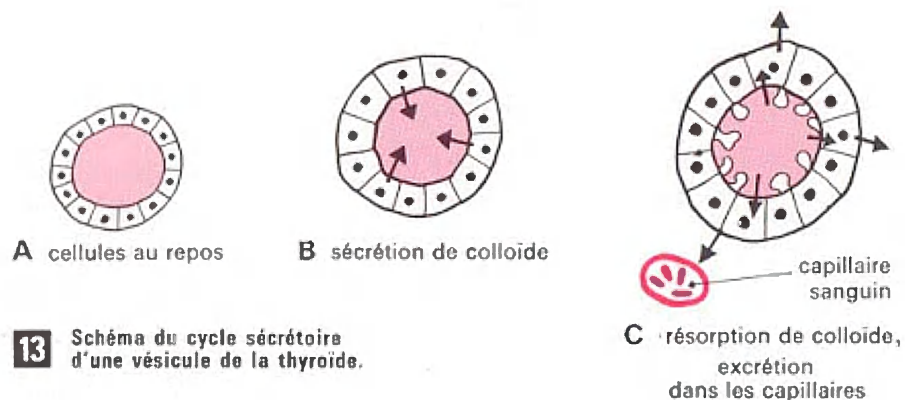


Action de la thyroïde sur la croissance. - A : animal témoin. B : porcelet de la même portée, deux mois après l'ablation de sa thyroïde. (D'après Moussu.)

12

11

Myxœdème. Jeune femme de 30 ans. L'insuffisance thyroïdienne a entraîné nanisme et crétinisme; cheveux rares, peau sèche et blanche, œdème (en particulier bouffissure du visage).



● La thyroïde agit par la voie sanguine

Différentes observations et expériences le prouvent : la ligature des vaisseaux de la thyroïde produit les mêmes effets que l'ablation de cette glande ; la suppression de toutes relations nerveuses entre la glande et le reste du corps ne provoque aucun trouble ; la greffe, en n'importe quel point du corps, de la thyroïde que l'on vient d'enlever, n'est suivie chez l'animal d'aucun myxœdème ; or, le greffon n'a, avec le corps, que des relations vasculaires.

On peut rapprocher de cette expérience le cas suivant : l'ablation totale d'une thyroïde cancéreuse ayant déterminé un myxœdème, on vit progressivement les troubles s'amender et les signes d'hypothyroïdie disparaître. On constata alors chez le malade l'existence de métastases rachidiennes, c'est-à-dire que des cellules de la tumeur s'étaient détachées, avant l'intervention chirurgicale, pour gagner, par voie sanguine, une vertèbre. Là, elles avaient proliféré (cancer secondaire), gardant dans l'os, non seulement leurs caractères histologiques, mais leur propriété de sécréter une substance active.

Tout cela prouve que la thyroïde agit, non par l'intermédiaire du système nerveux, mais par sécrétion d'une substance transportée par le sang.

● La thyroïde sécrète une hormone

La thyroïde est cent fois plus riche en iode que les autres organes ; cet iode provient de l'alimentation, surtout des aliments d'origine marine. Une carence iodée provoque les troubles caractéristiques de l'hypothyroïdie (goitre, nanisme, myxœdème), troubles qui existent de façon endémique au sein de certaines populations éloignées de la mer (massifs montagneux) ; l'addition de faibles quantités d'iode (iodure de sodium) au sel de cuisine suffit, le plus souvent, à les prévenir (1/10 de mg par jour). Cependant, un traitement iodé ne fait pas disparaître tous les myxœdèmes. Expérimentalement, il ne corrige pas les effets de l'absence de glande, qui ne disparaissent que par ingestion journalière d'extraits de glande thyroïde.

On a pu extraire de la thyroïde des animaux de boucherie une substance iodée cristallisable, capable de corriger les effets de l'ablation de la thyroïde et de faire disparaître le myxœdème naturel. On la nomme **thyroxine**. Sa formule fut établie et sa synthèse réalisée en 1926. C'est une substance azotée cristallisable dérivée d'un acide aminé, la tyrosine, et contenant 65 % d'iode¹.

La thyroxine représente-t-elle la véritable hormone ? On en discute car elle est moins active, à poids d'iode égal, que les extraits thyroïdiens bruts. Quoi qu'il en soit, la colloïde est excrétée par les cellules thyroïdiennes à l'intérieur des vésicules, puis reprise par les cellules de la glande, et l'hormone est ensuite excrétée dans les capillaires sanguins périvésiculaires **13**.

1. Formule de la thyroxine : $C_{15}O_4H_{11}N I_4$.

● **Goître exophtalmique et maladie de Basedow ;
hyperthyroïdie**

Dans une certaine catégorie de goître dit goître exophtalmique, les globes oculaires sont saillants. Le regard vif, brillant, donne au malade un faciès tragique **14**. Dans les cas graves, on observe une forte augmentation du métabolisme basal (de 50 à 80 %), une tendance à l'hyperthermie et à la thermophobie (la malade - car c'est souvent une femme - « a toujours trop chaud »), l'amaigrissement malgré un bon appétit (le malade « brûle » plus qu'il ne consomme), enfin une grande nervosité avec fin tremblement des doigts, pouls accéléré et forte émotivité, voire irascibilité pénible pour l'entourage. C'est la maladie de Basedow. Le gros danger de l'affection est la défaillance du cœur. Celui-ci ne peut en effet supporter sans dommage un rythme accéléré de 120-150 battements par minute.

Expérimentalement, on crée les mêmes symptômes chez des animaux en leur administrant de fortes doses d'extraits thyroïdiens. La maladie de Basedow est une *hyperthyroïdie*. Les vésicules thyroïdiennes des malades, incapables de retenir le produit de sécrétion sous forme de colloïde, se viduent et s'aplatissent. La substance active est trop abondamment déversée dans le sang. Si les symptômes ne s'amendent pas sous l'influence d'un traitement médical¹ ou radiothérapique², l'ablation chirurgicale de la thyroïde s'impose.

● **Action de la thyroïde sur les métamorphoses
des Batraciens**

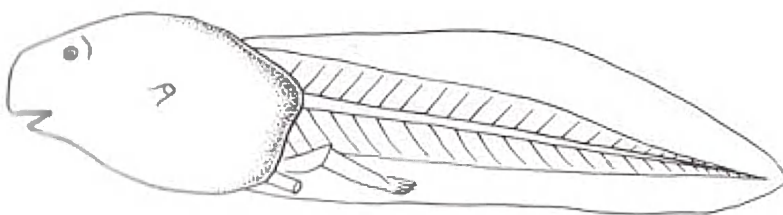
Chez les Batraciens, la thyroïde intervient dans les métamorphoses. Si on introduit des extraits thyroïdiens dans l'eau où vivent des têtards, la métamorphose est accélérée et on obtient dans les jours qui suivent des grenouilles naines dont la queue persiste le plus souvent **15**, ce qui montre que l'hormone active surtout les divisions cellulaires (exercice n° 3, page 111).

1. Utilisation des « antithyroïdiens », substances qui freinent la sécrétion thyroïdienne.

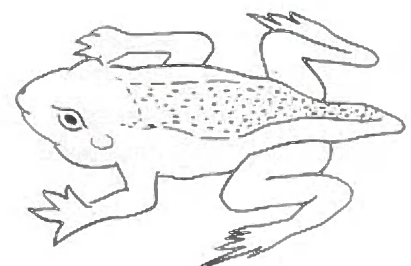
2. Absorbé par petites doses, un isotope radioactif de l'iode (^{131}I) va s'accumuler dans la glande (et, en cas de cancer, dans les nodules cancéreux dérivés de la glande) ; selon la dose, son action locale va freiner l'activité des cellules normales ou tuer les cellules cancéreuses (plus sensibles aux radiations que les cellules normales).



14 Femme atteinte de goître exophtalmique (maladie de Basedow).



15



A gauche : jeune têtard (les pattes postérieures sont encore très petites) ; à droite : grenouille presque à la fin de la métamorphose (la queue n'a pas tout à fait disparu).

● Conclusions sur le rôle de la thyroïde

La thyroïde est une glande à sécrétion interne (ou glande endocrine). Elle sécrète une hormone jouant un rôle important :

- a. dans les oxydations cellulaires, l'utilisation du glucose et la production de chaleur par l'organisme ;
- b. dans la croissance (en particulier le développement des tissus nerveux et osseux) ;
- c. dans l'élimination de l'eau et sa répartition entre les différents tissus.

De la sécrétion thyroïdienne dépendent l'aspect et le comportement de l'individu, qui sera normal ou nain, actif ou apathique, avec un regard brillant ou terne.

3 RÉGULATION DE LA SÉCRÉTION THYROIDIENNE

Nous pouvons maintenant nous demander comment l'organisme ajuste la sécrétion d'hormone thyroïdienne au niveau de ses besoins.

La maladie de Basedow est due à un mauvais fonctionnement non de la thyroïde, mais de l'*hypophyse*, elle-même soumise à l'action du système nerveux. Cette maladie est souvent la conséquence d'une forte émotion ; sa fréquence augmente pendant les périodes troublées (guerres, révolutions). Or, l'hypophyse est fixée à la base de l'encéphale (voir page 25), tout près des centres régulateurs de l'activité viscérale, centres qui agissent dans les manifestations émotionnelles.

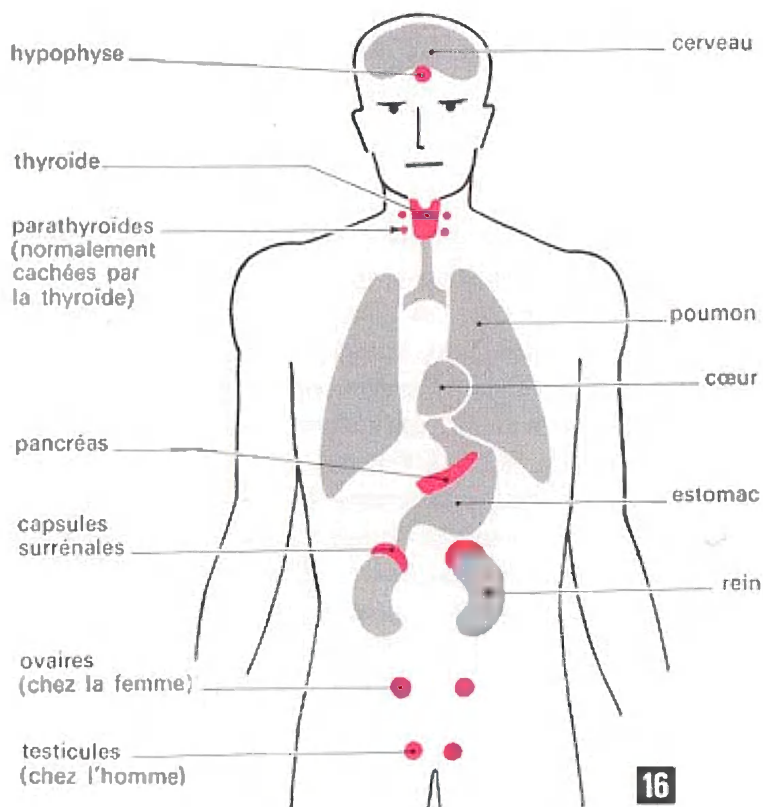
L'ablation de l'hypophyse détermine une atrophie de la thyroïde, tandis que l'injection d'extraits de son lobe antérieur provoque chez les animaux, pendant quelques jours, les troubles de l'hyperthyroïdie. On en déduit que le lobe antérieur de l'hypophyse sécrète une hormone excitatrice de la sécrétion thyroïdienne, la *thyroostimuline*, dont la sécrétion, d'ailleurs, est elle-même influencée par le taux sanguin d'hormone thyroïdienne : la sécrétion de thyroostimuline est ralentie par un excès d'hormone thyroïdienne, accrue par l'insuffisance de cette hormone.

Le fonctionnement de l'hypophyse étant également soumis à l'action des centres nerveux voisins, il y a régulation neuro-hormonale de la sécrétion thyroïdienne. A cette régulation s'ajoute l'influence de l'alimentation : une carence en iode déterminant une insuffisance de sécrétion thyroïdienne. Les dérèglements de la thyroïde peuvent donc avoir des causes très différentes selon les malades.

4 VUE D'ENSEMBLE SUR LES HORMONES ET SUR LES CORRÉLATIONS HUMORALES¹

Les hormones sont des substances organiques *spécifiques* (c'est-à-dire de composition chimique particulière), sécrétées par des cellules déterminées, et qui, transportées par le sang et la lymphe, agissent sur le fonctionnement de certains organes (parfois de toutes les cellules de l'organisme). La sécrétine (sécrétée par des cellules de la muqueuse duodénale), dont nous avons étudié la découverte et le rôle, a été la première hormone connue. Les autres hormones sont sécrétées par des glandes

1. Les corrélations humorales sont définies page 94.



endocrines dites *hormonales* **16** : la *thyroïde*, les *parathyroïdes*, le *pancréas* qui sécrète une hormone (sécrétion interne) en même temps que le suc pancréatique (sécrétion externe), les *capsules surrénales*, l'*hypophyse*, les *gonades*. Les hormones agissent sur la croissance, le métabolisme (respiration cellulaire et production de chaleur de l'organisme) ; plusieurs déclenchent ou stimulent, selon les besoins du moment, le fonctionnement de certains organes ; la plupart contribuent au maintien de la constance de composition du milieu intérieur. Les hormones sont actives à des doses infimes (les quantités contenues dans le sang sont tellement faibles qu'on ne peut pas les extraire ni les doser directement), ce qui les apparente aux vitamines et aux enzymes ; elles sont utilisées en médecine par millièmes de milligramme, et tout excès est dangereux.

Parmi les substances, autres que les hormones, qui assurent des corrélations humorales, la plus importante est le dioxyde de carbone. Produit par toutes les cellules, transporté par le sang, il agit sur les centres respiratoires situés dans le bulbe rachidien ; grâce à cette action, CO_2 règle la fréquence des mouvements respiratoires et participe au maintien de la constance du milieu intérieur.

9. Le sang et l'urine

CONSTANCE DU MILIEU INTÉRIEUR

Le milieu de vie des cellules est appelé *milieu intérieur* de l'organisme. Il est constitué par la lymphe interstitielle, liquide qui se trouve dans les espaces intercellulaires de tous les tissus. Formée à partir du sang, la lymphe en a sensiblement la composition (la principale différence entre les deux liquides est que la lymphe ne contient pas de globules rouges). Après avoir circulé dans les tissus, la lymphe se rassemble dans des vaisseaux dits *lymphatiques* **1** qui débouchent dans l'appareil circulatoire sanguin (voir livre de 1^{re} D, page 211). Comme le montrent de nombreuses observations et expériences, il est nécessaire pour la vie des cellules que la pression osmotique¹ et la composition du sang et de la lymphe varient peu. Les globules rouges, par exemple, seraient détruits par des modifications notables de la pression osmotique du plasma sanguin (voir exp., page 148).

La constance de composition du milieu intérieur est assurée par diverses corrélations fonctionnelles. L'excrétion urinaire intervient à cet égard de façon importante, c'est pourquoi il est nécessaire de comparer la composition chimique du plasma (ou, ce qui revient au même, du sérum) avec celle de l'urine.

1 EXPÉRIENCES SUR LA COMPOSITION DU SÉRUM

(Revoyez, si vous en avez besoin, le chap. 10 du livre de 1^{re} D : Constituants chimiques des êtres vivants).

Les expériences suivantes sont à faire sur le sérum, non sur le plasma lui-même ; en effet, le sang se coagule lorsqu'il est extrait des vaisseaux (voir livre de 3^e) et il est difficile pour vous d'opérer sur du plasma.

Après avoir recueilli le sang d'un animal, on le laissera donc coaguler, et on attendra quelques heures que se produise la rétraction du caillot pour obtenir le sérum (voir cours de 3^e). Le sérum est du plasma dépourvu de fibrinogène (protéine qui, au cours de la coagulation, entre dans la constitution du caillot).

- On verse, dans 5 tubes à essai, quelques millilitres de sérum.

- On chauffe le premier tube : le sérum se prend en masse.

- Dans le second tube, on ajoute quelques gouttes d'acide chlorhydrique concentré. Observer et noter la modification qui se produit.

- Dans le 3^e tube, on ajoute 1/2 ml de soude à 10 %, puis quelques gouttes de CuSO_4 : le contenu du tube prend une coloration violette.

- Dans le 4^e tube, porté à ébullition, on ajoute quelques gouttes de liqueur de Fehling : le contenu du tube prend une coloration violette, comme précédemment.

- Dans le 5^e tube, on ajoute quelques gouttes d'eau iodée : il ne se produit aucun changement visible.

● Dialyse du sérum et expériences sur du sérum dialysé :

On soumet quelques ml de sérum à une dialyse au travers d'une feuille de cellophane (voir 1^{re} D, p. 144), de façon que la dialyse se fasse dans une faible quantité d'eau distillée **2**. Après deux heures de dialyse, on recueille le liquide du cristalliseur et on le partage entre plusieurs tubes à essais.

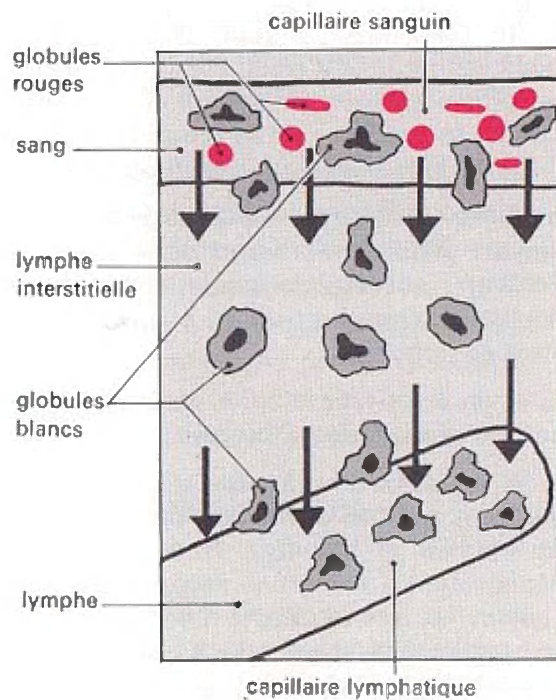
1. La pression osmotique est définie et étudiée page 154.

On réalise alors les expériences suivantes :

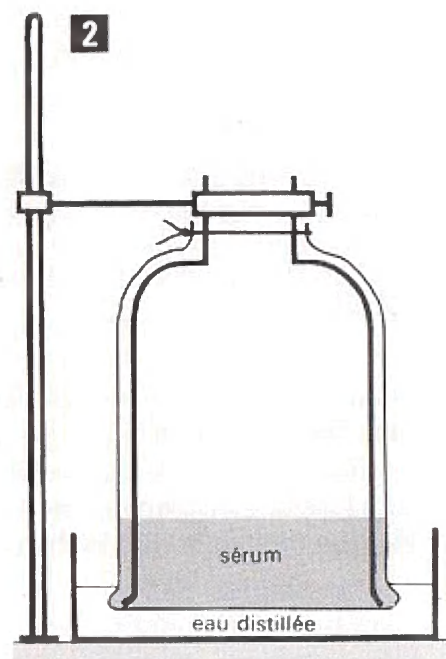
- Action de la chaleur : pas de modification du liquide.
- On ajoute quelques gouttes de soude à 10 %, puis quelques gouttes de CuSO_4 : il apparaît de légers flocons bleus qui se déposent, le liquide restant incolore.
- On porte à ébullition, puis on ajoute quelques gouttes de liqueur de Fehling : il se produit un léger précipité rouge.
- On ajoute quelques gouttes d'eau iodée : le contenu du tube prend une coloration jaune pâle.
- On ajoute quelques gouttes de AgNO_3 : il se produit un abondant précipité blanc.
- On ajoute quelques gouttes d'une solution d'oxalate de sodium : il se produit un précipité blanc.
- On ajoute quelques gouttes de réactif ammoniaco-magnésien : il se produit un précipité blanc.

● Questions :

- a. Indiquez, par écrit, ce que chacune des expériences précédentes nous fait connaître de la composition du sérum.
- b. Dans deux de ces essais, on a employé la liqueur de Fehling (une fois avec du sérum frais, l'autre fois avec du sérum dialysé) et on a obtenu des résultats différents. Comment expliquez-vous cette différence ?
- c. Quels sont l'effet et l'utilité, pour ces expériences, de la dialyse du sérum ?
- d. On réalise la dialyse du sérum en n'utilisant qu'une faible quantité d'eau distillée. Pour quelle raison ? Quel(s) inconvénient(s) y aurait-il à utiliser une quantité d'eau distillée trop grande ? La réponse à cette question sera facile si vous faites l'expérience des deux façons, en comparant les résultats obtenus.



1 Formation de la lymphe à partir du sang.



2 EXPÉRIENCES SUR LA COMPOSITION DE L'URINE

a. Dans un tube à essai contenant de l'urine, faites la réaction du biuret. Observez, concluez.

b. Recherche de l'albumine (méthode employée dans les laboratoires d'analyse) : à un demi-tube à essai d'urine, ajoutez quelques gouttes d'acide acétique ; chauffez la partie supérieure du liquide. Normalement, rien ne se produit ; s'il se produit un trouble, il est dû à une floculation d'albumine.

c. Dans un tube à essai, mélangez, à volumes égaux, de l'urine et de la liqueur de Fehling ; chauffez la partie supérieure du liquide. Qu'observez-vous ? Que pouvez-vous en conclure ?

d. A un demi-tube d'urine, ajoutez quelques gouttes d'eau iodée. Observez, concluez.

e. A un demi-tube à essai d'urine, ajoutez quelques gouttes d'une solution concentrée de potasse et chauffez. Il se produit un dégagement d'ammoniac, reconnaissable par l'odeur, ou en plaçant à l'orifice du tube un papier tournesol rouge humide. Que pouvez-vous conclure ?

f. Au moyen des réactifs appropriés, cherchez si l'urine contient les ions Cl^- , SO_4^{--} , PO_4^{---} , Na^+ , K^+ , Ca^{++} .

g. Préparer environ 20 ml d'une solution à 10 p. 100 de xanthydrol dans l'alcool *méthylique*. Par ailleurs, ajouter à quelques ml d'urine un volume égal d'une solution à 10 p. 100 d'acétate de plomb ; il se produit un précipité de sels de plomb insolubles ; filtrer.

Au filtrat - urine débarrassée de certains ions - ajouter un volume double de la solution de xanthydrol préalablement préparée ; il se produit un précipité blanc d'une combinaison xanthydrol-urée, qui est la preuve de la présence de l'urée (il en permet même le dosage précis si on le dessèche et si on le pèse ensuite).

Pour s'assurer de la spécificité de la réaction xanthydrol-urée, on réalisera sur une solution de sels minéraux, et sur une solution d'urée, les opérations indiquées ci-dessus pour l'urine.

Faites, par écrit, un compte rendu clair des expériences réalisées sur l'urine, et indiquez ce qu'elles vous ont permis de savoir sur la composition de ce liquide.

3 COMPARAISON DU SÉRUM ET DE L'URINE.

D'après les expériences précédentes, comparez la composition du sérum et celle de l'urine en ce qui concerne les protéines, le glucose, les ions Cl^- et Ca^{++} .

1 RÔLE DE L'ÉLIMINATION URINAIRE DANS LE MAINTIEN DE LA CONSTANCE DU MILIEU INTÉRIEUR

Ce rôle nous apparaît d'abord en comparant la composition du plasma sanguin et celle de l'urine.

Composition du plasma sanguin : eau (900 g/l) ; sels minéraux (10 g/l) (principalement NaCl) ; matières organiques : protéides (environ 80 g/l, dont quelques grammes de fibrinogène), lipides émulsionnés en fines gouttelettes, glucose (1 g/l), produits de déchet (principalement de l'urée : 0,3 g/l), hormones en quantités très faibles (indosables, mais cependant très importantes ; voir chapitre 8) ; gaz dissous (oxygène, gaz carbonique, azote).

Composition de l'urine : l'urine normale ne contient ni glucides, ni lipides, ni protéides ; elle renferme, en solution dans l'eau, des sels minéraux (ions Cl^- , SO_4^{--} , PO_4^{---} , Na^+ , K^+ , Ca^{++} , Mg^{++}) et des corps organiques, déchets du fonc-

tionnement de l'organisme (surtout de l'urée, à raison de 20 à 25 g/l). La présence constante de glucose dans l'urine (glycosurie) et la présence de protéides (albuminurie) sont pathologiques.

On voit que les protides, glucides et lipides du sang ne se retrouvent pas dans l'urine, comme si l'organisme retenait ces composés qui sont essentiels pour l'entretien et le fonctionnement des cellules. Par contre, les sels minéraux du plasma passent dans l'urine, ce qui naturellement, impose leur renouvellement par l'alimentation (voir livre de 1^{re} D, page 197). L'urée a une concentration beaucoup plus élevée dans l'urine que dans le plasma ; elle est en effet abondamment rejetée par les reins, et il en est de même pour les autres déchets du fonctionnement de l'organisme.

✶ La quantité d'eau contenue dans l'urine est variable, elle augmente quand la pression osmotique du sang tend à diminuer, elle diminue quand la pression osmotique du sang tend à augmenter ; de cette façon, l'excrétion urinaire sert efficacement à maintenir constante la pression osmotique du milieu intérieur.

✶ Enfin l'élimination des ions H^+ par l'urine contribue à faire que la production d'acides par le fonctionnement des tissus ne modifie pas le pH (degré d'acidité) du sang.

2 AUTRES MÉCANISMES PARTICIPANT A LA RÉGULATION DE LA COMPOSITION DU MILIEU INTÉRIEUR

Le sang reçoit les produits de la digestion (voir livre de 1^{re} D, page 211), qui sont des aliments nécessaires aux cellules ; il les transporte et les répartit dans tout l'organisme ainsi que l'oxygène (voir livre de 1^{re} D, page 226). L'oxygène et les aliments sont utilisés par les cellules au fur et à mesure que le sang les distribue. Cependant, dans le sang qui revient aux cellules après avoir fait le tour de l'appareil circulatoire, ils se trouvent en quantité constante ; leur renouvellement est continuellement assuré par la respiration (pour l'oxygène), par l'alimentation et par le fonctionnement du foie¹ (pour les aliments des cellules). Le sang reçoit et transporte aussi les substances rejetées par les cellules, produits de déchet de l'activité cellulaire. Leur accumulation pourrait intoxiquer les cellules et provoquer des troubles graves de leur fonctionnement. En particulier, le gaz carbonique que dégage la respiration cellulaire (et dont, rappelons-le, la solution dans l'eau est un acide) tend à diminuer le pH (c'est-à-dire à augmenter l'acidité) du sang. Les cellules ne pourraient pas supporter une telle augmentation d'acidité. Le pH du sang est invariable grâce à plusieurs mécanismes ; l'un de ces mécanismes, que nous connaissons, est la respiration, qui rejette constamment le gaz carbonique par les poumons (voir livre de 1^{re} D, chap. 16).

L'alimentation, l'absorption intestinale, l'activité du foie, la respiration, d'autres fonctions encore, participent donc, avec l'excrétion urinaire, à assurer la *régulation* de la composition du milieu intérieur, c'est-à-dire à empêcher les variations de cette composition. Les quelques indications qui précèdent montrent que cette régulation résulte de mécanismes physiologiques complexes, dont l'étude complète sortirait du cadre du programme.

1. Le foie accomplit des fonctions très importantes, dont l'étude n'est pas à votre programme.

VUE D'ENSEMBLE

SUR LES CORRÉLATIONS FONCTIONNELLES

Qu'elles soient nerveuses ou humorales, ou à la fois nerveuses et humorales, les corrélations fonctionnelles se manifestent selon deux modes différents, *régulation* et *adaptation*.

Les *régulations* permettent le maintien de l'organisme dans un certain équilibre : régulation du degré d'acidité (pH) et de la pression osmotique du milieu intérieur, de la glycémie (la *glycémie*, ou teneur du sang en glucose, est constante), de la température (37° chez l'Homme), du tonus musculaire (le degré de contraction des divers muscles est constamment réglé au cours des mouvements, ainsi qu'à l'état d'immobilité), de la pression artérielle (voir page 104). L'excès de CO₂ dans le sang déclenche un phénomène correcteur (accélération de la respiration) qui élimine cet excès de CO₂ ; l'accroissement de la glycémie provoque la sécrétion, par le pancréas, d'une hormone qui fait baisser la glycémie. Ainsi la régulation d'un phénomène physiologique est déclenchée par la perturbation de ce phénomène lui-même : on dit qu'il y a effet rétroactif ou *rétroaction* (les Anglo-Saxons disent *feed-back*¹). L'industrie utilise des rétroactions pour régulariser le fonctionnement des machines (régulateur à boule des machines à vapeur, thermostat, etc.). On constate qu'il existe toujours un effet rétroactif dans les phénomènes de régulation physiologique (rétroaction dite *stabilisante*).

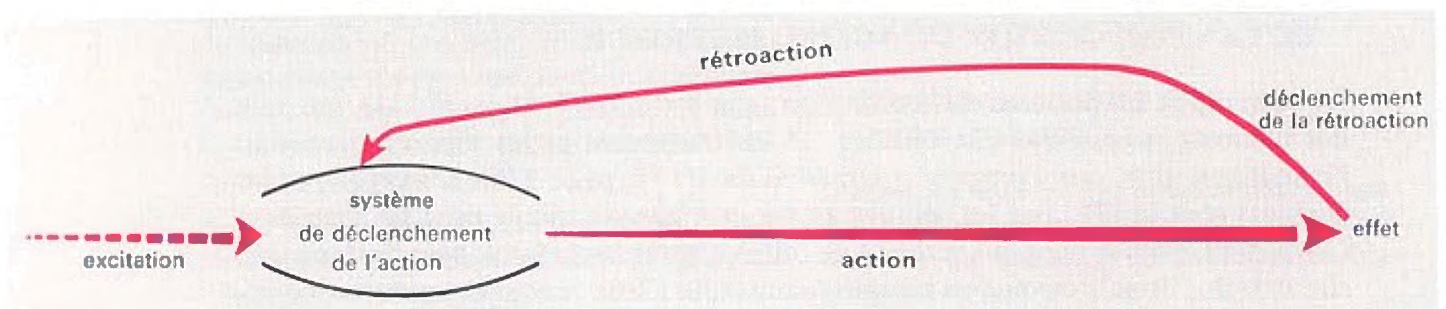


Schéma d'un circuit à rétroaction.

Il y a *adaptation physiologique* lorsque l'organisme doit modifier le niveau de son métabolisme, le rythme de son fonctionnement : passage du repos à l'activité, poursuite d'une proie, etc. Nous avons vu, à titre d'exemple, les modifications adaptatives du fonctionnement du cœur (page 104), et il nous est apparu, à cette occasion, que les régulations et adaptations sont indissolublement liées. Ainsi, l'accélération du cœur lors d'une activité musculaire est un phénomène d'adaptation, mais il intervient en même temps une régulation de la pression artérielle.

Les *corrélations fonctionnelles* ont une complexité telle que nous ne savons pas encore en démêler tous les mécanismes. Cependant, elles ont perdu beaucoup de leur mystère depuis la découverte des hormones et des phénomènes de rétroaction. Il est permis de croire, aujourd'hui, que l'expérimentation pourra élucider peu à peu leur déterminisme dans tous ses détails, ce qui est très souhaitable. Bon nombre de maladies, en effet, sont dues à des altérations de corrélations fonctionnelles et tout progrès dans la connaissance de celles-ci a pour corollaire un progrès de la médecine. Réciproquement, les préoccupations des médecins, en orientant certaines recherches physiologiques, permettent une meilleure connaissance de l'Homme normal.

1. Ce qui signifie : alimentation en retour.

La cellule

C'est en 1662 que le botaniste anglais Robert Hooke (1635-1703), examinant la surface d'un morceau de liège coupé net, le trouva poreux¹. Une tranche fine lui apparut, au microscope, toute perforée, comparable à un gâteau de miel. Par analogie, il appela cellules les compartiments observés (du latin cellula, petite chambre). Il retrouva la même texture dans la moelle de sureau, de roseau et d'autres végétaux.

Plus tard, des naturalistes, étudiant au microscope les organes animaux (Malpighi, Grew, 1672, Dutrochet, 1824), observent un cloisonnement interne et parlent d'utricules, saccules, vésicules. Mais le terme de cellule devait prévaloir.

Deux savants allemands, le botaniste Schleiden (1804-1881), professeur à l'Université d'Iéna, et le zoologiste Schwann (1810-1882), professeur aux Universités de Liège et de Louvain, établissent, au cours d'une conversation amicale, le rapprochement entre les structures animales et végétales qu'ils avaient constatées. En 1839, Schwann publie un célèbre mémoire sur l'analogie de structure des plantes et des animaux : la cellule, unité élémentaire de la vie, apparaît aussi comme le point de départ du développement individuel.

Chaque être est une colonie de cellules. C'est la théorie cellulaire, qu'on peut décomposer en deux propositions :

- tout organisme est entièrement et uniquement formé de cellules;*
- chacune de ses cellules dérive de la multiplication répétée d'une seule cellule initiale : la cellule œuf.*

A l'origine de l'être, il y a donc une cellule unique. C'est dire que toute cellule provient d'une autre cellule.

La théorie cellulaire allait rapidement s'imposer en Zoologie et en Botanique, avec d'importantes répercussions dans tous les domaines biologiques, de la reproduction à la pathologie.

Les pages suivantes étudient la structure et la vie des cellules.

1. HOOKE, également et surtout mathématicien, astronome et physicien, contemporain de Newton et de Huygens, fut, avec le Hollandais Leuwenhoeck (1632-1723), un des pionniers de la microscopie en biologie.

10. Structure des cellules

Connue et dénommée d'abord par son enveloppe, la cellule révèle plus tard l'importance de son contenu (cytoplasme, noyau). Le botaniste écossais ROBERT BROWN, en 1831, découvre le noyau dans les cellules végétales puis animales.

A la fin du siècle dernier, on signale et décrit divers organites du cytoplasme (que vous allez vous-même apprendre à connaître) : vacuoles (vers 1870) et plastes (1883) dans les cellules végétales, mitochondries et ergastoplasme en 1897, appareil de Golgi en 1898.

Aujourd'hui le microscope électronique, qui fait passer la limite de résolution de 0,2 micron à 0,001 micron, permet de préciser et d'amplifier nos connaissances sur la structure du cytoplasme et de ses organites.

DIRECTIVES GÉNÉRALES

- Relisez le chapitre intitulé « Le microscope et son emploi » du livre de 1^{re} D.

- N'oubliez pas qu'une cellule est un volume à trois dimensions dont vous ne voyez généralement qu'une face. La mise au point vous fera sentir les épaisseurs.

Prenons l'exemple d'une cellule cubique à gros noyau **1**. Les mises au point faites au fort grossissement sur les plans 5 et 6 la montreront dépourvue de noyau ; les mises au point faites suivant les plans 1, 2, 3 et 4 décèleront un noyau qui semblera de grandeurs variées.

- Essayez d'évaluer les dimensions.

1 CELLULES ÉPIDERMIQUES DE FEUILLE D'UN BULBE D'OIGNON

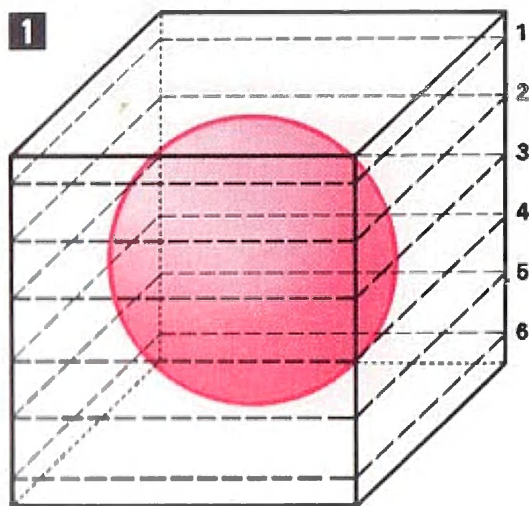
● Prélèvement d'un fragment d'épiderme

Sur un bulbe fendu longitudinalement en quatre, il est facile de séparer les feuilles imbriquées. En prélever une dans la région moyenne. Cette feuille a sa face supérieure (ou interne par rapport au bulbe) concave, sa face inférieure (ou externe) convexe. Chaque face est recouverte d'un épiderme formé d'une seule couche de cellules, très facilement détachable.

L'épiderme supérieur est peu adhérent au tissu sous-jacent. Souvent même, on le trouve déjà décollé par la séparation des tuniques. Il suffit alors d'en découper avec les ciseaux un petit carré de 5 mm de côté. Sinon, on peut, avec la pointe du scalpel ou de l'aiguille lancéolée, découper ce carré sur la concavité de la feuille et décoller à la pince la portion d'épiderme ainsi délimité

2.

Vous travaillerez avec l'épiderme supérieur ainsi prélevé.



- eau
- Ringer + R. neutre
- R. neutre
- eau iodée
- Ringer + vert de méthyle

● Préparations

Vous ferez cinq préparations en utilisant successivement les liquides d'examen suivants : eau (ou mieux liquide de Ringer : page 95), liquide de Ringer + solution de rouge neutre, solution de rouge neutre assez concentrée (au 1/100 par exemple), eau iodée (Lugol), Ringer additionné d'une trace de vert de méthyle.

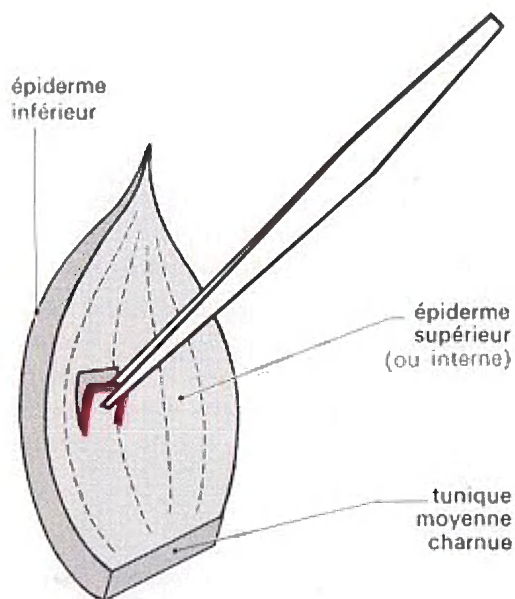
Pour effectuer chaque préparation, saisissez le fragment prélevé avec les pinces et déposez-le, face externe en-dessus, sur la lame porte-objet, dans une goutte de liquide d'examen. Étalez-le soigneusement, sans plis, entre les pointes des instruments que vous utilisez **3**. Recouvrez d'une lamelle suivant la méthode que vous connaissez pour éviter d'enfermer des bulles d'air. Appuyez légèrement. Agissez assez vite pour que l'épiderme ne se dessèche pas.

Il est important que ce soit la face externe de l'épiderme qui se trouve appliquée contre la lamelle parce que l'arrachement du tissu se fait en brisant les cellules sous-jacentes dont les lambeaux, restés attachés à la face interne **4**, gêneraient la visibilité s'ils se trouvaient à la surface supérieure de la préparation.

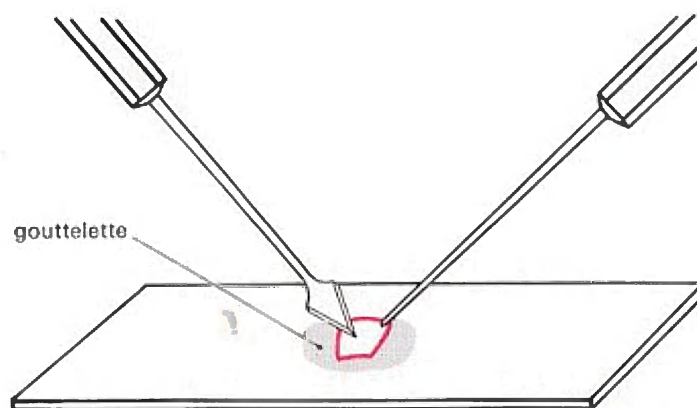
● Observation

Étudiez successivement les cinq préparations en opérant de la façon suivante pour chacune d'elles :

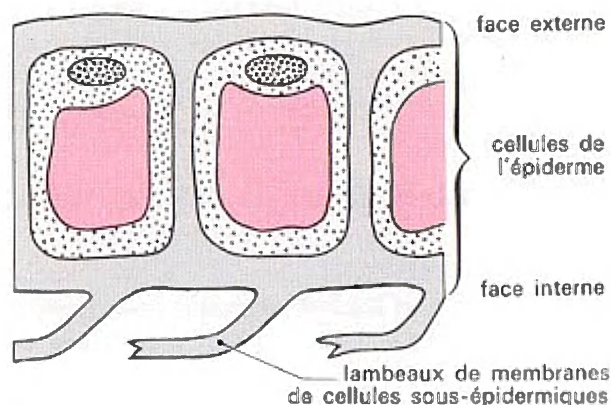
- Observez d'abord l'ensemble à un faible grossissement. Placez au centre du champ la meilleure partie de la préparation (cellules avec noyau visible, sans bulles d'air, bien étalées, sans plis). En consultant les pages 134 à 137, essayez de reconnaître : noyaux, cytoplasmes, membranes, vacuoles.
- Passez au moyen, puis au fort grossissement. Complétez les observations précédentes ; identifiez des nucléoles. Observez au fort grossissement de petites sphères tantôt brillantes, tantôt obscures, disséminées dans le cytoplasme : il s'agit de granulations



2 Prélèvement de l'épiderme supérieur sur une feuille de bulbe d'oignon.



3 Étalement de l'épiderme d'oignon dans une goutte de liquide.



4 Coupe schématique d'un fragment d'épiderme.

lipidiques. Voyez aussi, colorés par l'iode, des filaments et des grains : ce sont des mitochondries et autres inclusions.

Vous verrez mieux les détails en variant la mise au point, en jouant de l'éclairage et du diaphragme pour avoir le maximum de contraste et de visibilité. Regardez pendant plusieurs minutes la même granulation : vous semble-t-elle bouger ?

● Compte rendu

Rendez compte, par un ou plusieurs des-sins annotés, des observations faites avec chacune des préparations.

Répondez aux questions suivantes :

- a. Les cellules montées dans le Ringer restent vivantes pendant un certain temps **5**. Avez-vous pu vous rendre compte de cet état (cela est difficile) ? Si oui, comment ?
- b. Quel fut, en général, l'effet de la solution de rouge neutre additionnée de Ringer **6** ? celui de la solution de rouge neutre concentrée **7** ? Comprenez-vous pourquoi le rouge neutre additionné de Ringer est appelé « colorant vital » ? (On obtient le même effet avec du rouge neutre seul mais à très faible concentration.) D'après ce qui vient d'être dit, que se passe-t-il dans la cellule avec le rouge neutre concentré ?
- c. Quels furent les effets de l'eau iodée **8** ?
- d. Quels furent les effets du vert de méthyle acétique **9** ?

En vous servant de toutes les observations que vous avez pu faire, construisez un schéma qui montre comment vous concevez la structure d'une cellule de l'épiderme étudié.

2 CELLULES DE LA FEUILLE D'ÉLODÉE

Vous avez déjà observé au microscope des feuilles d'Élodée. Nous vous demandons aujourd'hui une étude plus poussée de leur structure.

Vous manipulerez (sauf indication contraire) avec des feuilles prélevées à la base

du bourgeon terminal. Vous ferez quatre sortes de préparations qui utiliseront respectivement comme liquides d'examen : l'eau, une solution de rouge neutre très diluée, l'eau iodée, l'eau additionnée d'une trace de vert de méthyle acétique.

Placez, dès le début de la séance, dans un verre de montre, un peu de solution de rouge neutre et deux fragments de feuille.

Préparation n° 1 (eau pure)

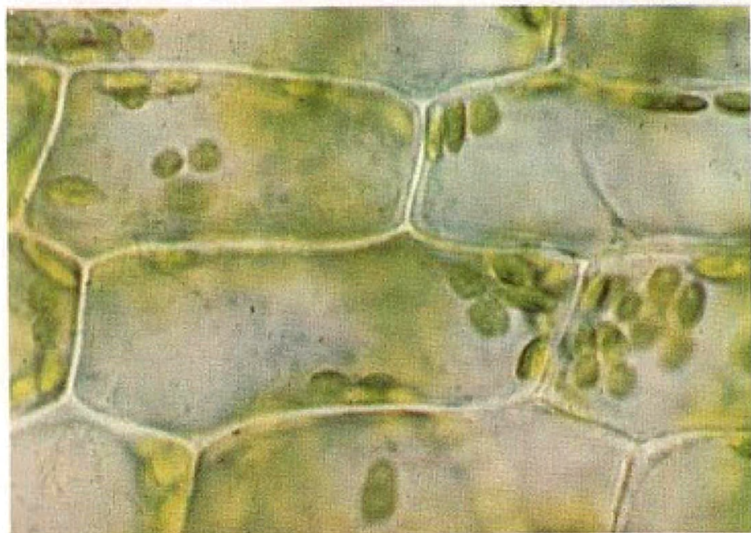
- Avec l'objectif faible, vous reconnaissez la forme de la feuille, les chloroplastes, l'axe médian ressemblant à une nervure.
- Avec l'objectif moyen, les limites des cellules deviennent visibles. Centrez la préparation pour observer les cellules de la nervure, moins chargées de chloroplastes que les autres. Observez les chloroplastes d'une cellule pendant quelques minutes ; la répartition de ces derniers reste-t-elle sans changement (**10** et **11** : mêmes cellules photographiées en plein éclairage à une minute d'intervalle) ?
- Avec l'objectif fort, en agissant sur la vis micrométrique, explorez la feuille dans son épaisseur : combien de couches de cellules pouvez-vous dénombrer sur le bord de la feuille ? au niveau de la nervure ? dans la zone intermédiaire ? Mettez au point sur la couche la plus proche de l'objectif ; déplacez la préparation de façon à suivre la nervure sur toute sa longueur. Dans certaines cellules, les chloroplastes se déplacent : observez leur mouvement (« cyclose » : pourquoi ce nom ?)¹. Suivez dans une cellule quelques chloroplastes : leur aspect reste-t-il toujours le même ? Déduisez leur forme de vos observations comparées. Dessinez trois cellules contiguës (au moins 6 cm de longueur pour une cellule) en précisant : la forme et les dimensions relatives des chloroplastes (face

1. La vitesse de la cyclose étant fonction de la température, il peut être nécessaire de chauffer *légèrement* la préparation si aucune cellule ne présente de mouvement net (par exemple, par exposition à proximité de la lampe du microscope).



5 x 300

10



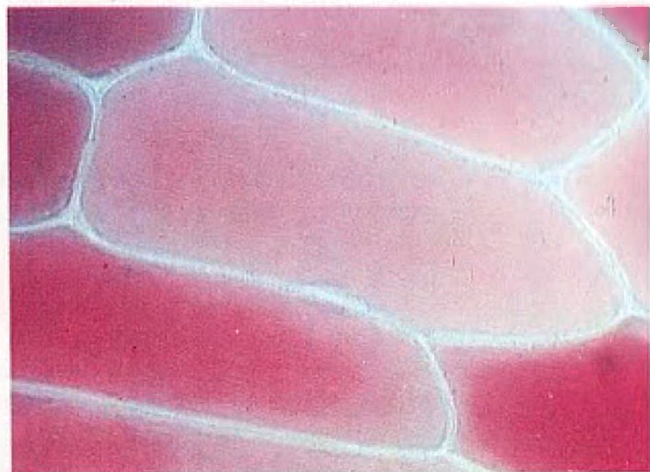
x 1000



11

Rouge neutre + Ringel

6 x 250



Rouge neutre concave

7 x 300



eau iodée

8 x 250



Peu de méthyle acétique

9 x 300



et profil), le sens de leur déplacement (indiquez-le par une flèche). Le mouvement des chloroplastes est-il localisé dans une certaine partie de la cellule ? Donnez le nom des autres éléments de la cellule dans la mesure où vous les voyez.

Préparation n° 2 (rouge neutre très dilué)

Centrez avec l'objectif faible, puis avec l'objectif moyen. Observez avec l'objectif fort en commençant par les bords du fragment. Déplacez la préparation pour chercher les cellules où l'action du rouge neutre est bien nette. Dessinez une cellule (longueur du dessin : 6 cm).

a. Quel renseignement supplémentaire cette observation vous apporte-t-elle en ce qui concerne : la localisation des chloroplastes dans la cellule ; l'importance relative du cytoplasme et de la vacuole ?

b. Existe-t-il, dans la préparation, des cellules mortes (cytoplasme et noyau colorés par le rouge neutre) ?

Préparation n° 3 (eau iodée)

Centrez avec l'objectif faible ; passez à l'objectif moyen et placez au centre du champ le bord de la feuille. Observez à l'objectif fort ; les noyaux doivent être colorés, au moins dans certaines cellules. Dessinez une cellule (mêmes dimensions que précédemment). Examinez aussi les chloroplastes : leur contenu vous paraît-il homogène ?

Préparation n° 4 (vert de méthyle acétique)

Mettez de l'eau dans un verre de montre. Ajoutez-y une parcelle de vert de méthyle acétique (à l'aide de la pointe d'une aiguille lancéolée, par exemple).

- Prélevez une toute jeune feuille dans le bourgeon terminal d'une Élodée (elle sera moins chargée en chloroplastes que les feuilles plus âgées). Montez-la entre lame et lamelle dans une goutte d'eau colorée au vert de méthyle. Observez au microscope. Quel est l'effet du vert de méthyle ?

Conclusion

Faites un schéma de cellule d'Élodée résumant toutes vos observations sur ce type de cellule végétale.



x 2000 **12**

- Comparez les cellules des feuilles d'Élodée à celles de l'épiderme d'une feuille de bulbe d'Oignon.

3 CELLULES DE L'ÉPITHÉLIUM BUCCAL

Liquides d'examen utilisés : liquide de Ringer, rouge neutre + Ringer, eau iodée, **12**, vert de méthyle acétique.

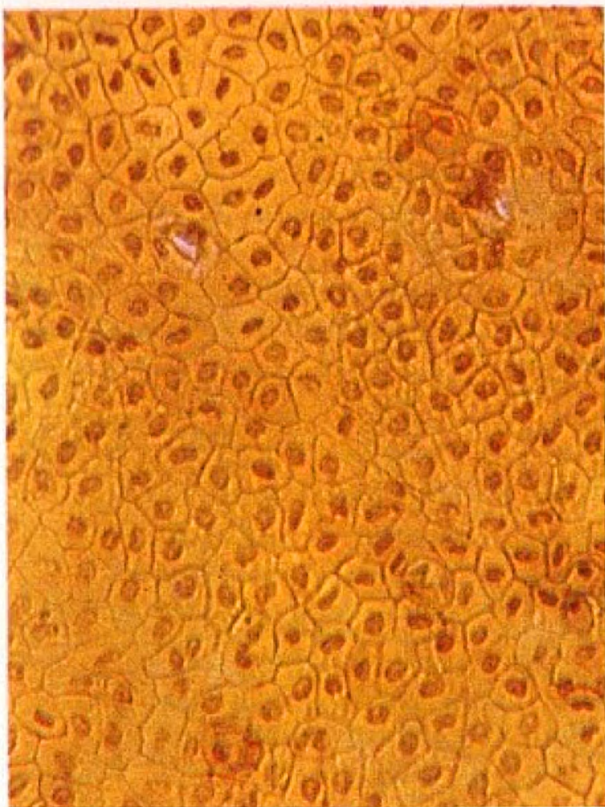
Opérez de la façon suivante pour chacune des quatre préparations que nous vous demandons de faire :

- Avec le bord d'un ongle propre ou le manche du scalpel préalablement nettoyé, râclez doucement la face interne de votre joue. Vous recueillez un peu de matière grisâtre que vous délayez avec une aiguille lancéolée dans une goutte du liquide de montage déposée sur une lame porte-objet. Recouvrez d'une lamelle.

- Vérifiez au faible grossissement que vous avez des cellules isolées ou une seule couche de cellules restées jointives.

- Observez ; dessinez.

Les cellules observées appartiennent à l'épiderme de la muqueuse buccale constituée de plusieurs couches (épiderme stratifié). Ces cellules, mortes ou mourantes, se détachent spontanément de la muqueuse et se mélangent à la salive.



13 x 400

Sachant que les colorants inclus dans les liquides d'examen ont mêmes effets que dans les cellules végétales étudiées antérieurement, annotez correctement vos dessins.

4 CELLULES ÉPITHÉLIALES DE MUE DE GRENOUILLE OU DE TRITON

Les Batraciens ont une peau nue, maintenue humide par la sécrétion d'un mucus. L'épiderme est stratifié. Fréquemment, la couche de cellules la plus superficielle s'en détache (desquamation). L'épiderme maintient son épaisseur par la formation, à sa base, d'une nouvelle couche de cellules jeunes provenant de multiplications cellulaires.

Les lambeaux desquamés constituent la « mue ». On les recueille à la pince dans l'eau des aquariums où vivent les animaux. On peut les conserver intacts dans une solution de formol ou autre fixateur.

- Prélevez avec pincettes et ciseaux fins un fragment de 5 mm de côté. Étalez-le dans une goutte de Lugol avec les mêmes précautions que pour l'épiderme d'oignon. Cherchez au faible grossissement la zone la plus claire, à une seule couche de cellules. Vous observerez de place en place l'orifice d'une glande à mucus 13 dépendant de l'épiderme.

- Dessinez quelques cellules jointives de cette région. Annotez vos dessins.

Comment pourriez-vous vérifier que les mues de Batraciens sont constituées de cellules mortes ?

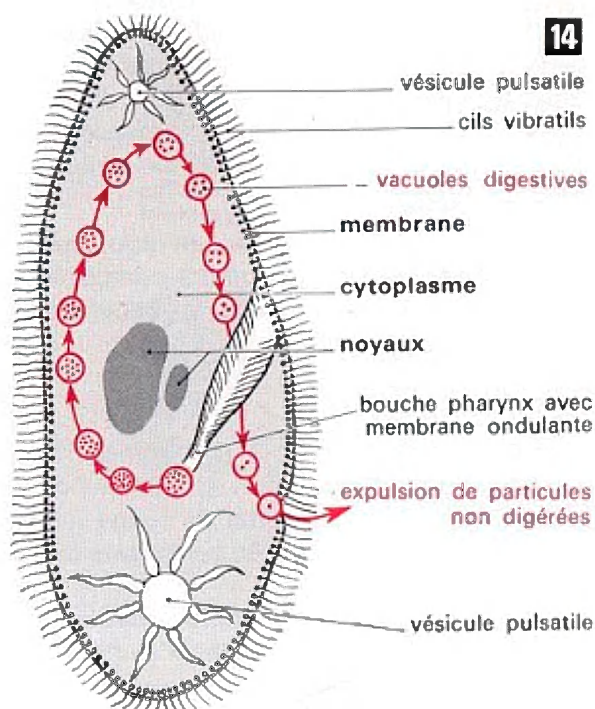
5 PARAMÉCIES

Les Paramécies sont des Protozoaires de grande taille pouvant atteindre 300 μ de longueur. Elles s'obtiennent à partir d'une macération de foin enrichie de grains de blé ou, mieux, à partir d'une macération de grains de blé dans de l'eau d'Évian.

Vous observerez des Paramécies vivantes et des Paramécies tuées et colorées.

Une Paramécie est une cellule très complexe qui réalise locomotion, capture et digestion des aliments (bactéries) 14. Sur une face, dite ventrale, s'ouvre une bouche prolongée par un canal muni d'une membrane ondulante (cils soudés) entraînant vers l'intérieur les particules alimentaires. Celles-ci sont englobées dans des vacuoles digestives qui accomplissent une migration les amenant en un point déterminé de la surface cellulaire, véritable anus où sont expulsés les déchets de la digestion. Le cytoplasme renferme aussi des vésicules pulsiles qui se gonflent de liquide qu'elles déversent ensuite à l'extérieur. Un flux liquide important traverse ainsi continuellement le corps de la Paramécie.

La cellule compte deux noyaux : l'un de grande taille, le macronucléus, l'autre petit, le micronucléus.





15 x 1800

Préparation n° 1

Montez une goutte du liquide d'élevage entre lame et lamelle. Observez. Reconnaissez des *Paramecies*. Rédigez pour rendre compte de vos observations. N'oubliez pas que les vitesses de déplacement sont multipliées par le grandissement que donne le microscope.

Préparation n° 2

Déposez sur une lame porte-objet un peu de gelée de gomme adragante obtenue en dissolvant 1 g de gomme dans 20 ml d'eau distillée. (Cette gelée est préparée le jour même de son emploi, car, facilement envahie par des bactéries, elle devient vite toxique pour les *Paramecies*.) Ajoutez une goutte de culture de *Paramecies* que vous mélangez à la gelée avec l'aiguille lancéolée. Recouvrez, sans appuyer, avec une lamelle.

- Observez des *Paramecies* aux mouvements ralentis. Essayez de vous rendre compte de la nature de leurs « organes » locomoteurs. Notez vos observations.

Préparation n° 3

- Opérez comme pour la préparation n° 2, mais en incorporant, avant la mise en place des *Paramecies*, une goutte de rouge neutre très dilué à la gelée déposée sur la lame porte-objet.

- A défaut de gomme adragante, déposez une goutte de culture sur une lame porte-objet, puis une goutte de solution de rouge neutre.

Recouvrez immédiatement d'une lamelle et attendez que la préparation se dessèche partiellement.

Quelle que soit la méthode suivie, rendez compte de vos observations. Dessinez.

Préparation n° 4

Déposez une goutte de culture sur une lame porte-objet. Ajoutez une goutte d'une solution aqueuse de vert de méthyle acétique. Suivez au microscope, sans recouvrir d'une lamelle, l'effet du colorant 15. Quand vous jugez que cet effet est arrivé à son maximum, recouvrez d'une lamelle.

- Dessinez et annotez.

Préparation n° 5

Observez au microscope le mélange d'une goutte de culture de *Paramecies* avec une goutte de Lugol, monté entre lame et lamelle.

Rendez compte d'éventuelles observations nouvelles.

6 EXERCICE DE SYNTHÈSE

Faites cet exercice après avoir pris connaissance des résultats obtenus par toutes les manipulations demandées dans ce chapitre et en vous souvenant de la structure des cellules que vous avez pu étudier à d'autres moments : cellules nerveuses, fibres musculaires, cellules végétales...

- Énoncez des caractères communs intéressant les structures de toutes les cellules que vous connaissez.
- Quelles différences remarquez-vous entre la structure des cellules végétales et la structure des cellules animales observées ?
- Résumez brièvement la méthode que nous vous avons fait utiliser pour étudier la structure des cellules.
- Quel est le caractère qui vous a permis de dire que telle cellule que vous observiez était vivante ?

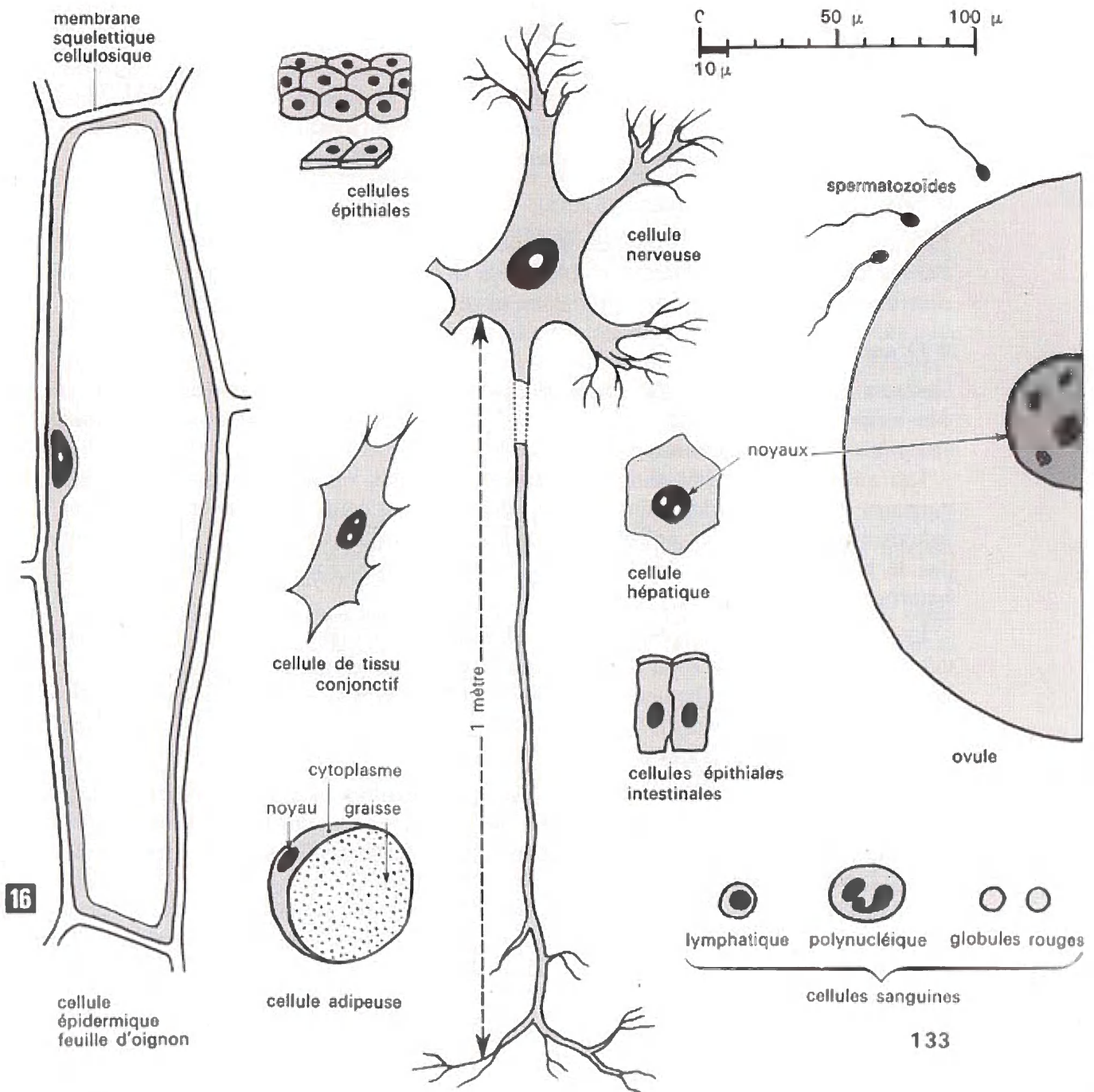
Quelques types de cellules humaines et un exemple de cellule végétale (dessins à la même échelle). Remarquez la grande variété de formes et de dimensions, l'énorme disproportion entre les cellules sexuelles mâles et femelles, le gigantisme de la cellule nerveuse.

Suivant les espèces et les organes, les cellules présentent une grande variété de formes et de dimensions **16**.

Les dimensions sont, en général, de l'ordre du dixième ou du centième de millimètre; on les exprime en microns pour avoir des nombres entiers. Disons, pour fixer les idées, que chez l'Homme les tailles de 10 à 30 microns sont fréquentes comme le montre la figure **16**.

Notons cependant qu'un neurone de la moelle épinière de 35 microns de diamètre présente un prolongement de 1 mètre de longueur pour atteindre, par le nerf sciatique, l'extrémité d'un orteil.

Certaines cellules deviennent géantes par accumulation de matières nutritives : un jaune d'œuf d'oiseau est une seule cellule, gonflée de réserves utilisées pour le développement de l'embryon pendant l'incubation.



Toute cellule observée au microscope optique (voir T.P.) apparaît comme une petite masse de matière vivante organisée et structurée. Elle comporte deux parties fondamentales, le *cytoplasme* et le *noyau*. L'ensemble du cytoplasme et du noyau est appelé *protoplasme*. La cellule est limitée à l'extérieur par une zone différenciée du cytoplasme périphérique, la *membrane cytoplasmique* ou *membrane cellulaire*. Une cellule végétale présente, en outre, une membrane externe qui est un véritable produit de sécrétion du cytoplasme; cette membrane inerte constitue un squelette cellulaire externe, d'où le nom souvent employé de *membrane squelettique*.

1 CYTOPLASME

Le cytoplasme se compose **17** d'une substance transparente hyaline (*cytoplasme fondamental* ou *hyaloplasme*) dans laquelle sont disséminés de nombreux corpuscules de formes et de natures différentes, désignés sous le nom général d'*organites*.

● Cytoplasme fondamental ou hyaloplasme

Il présente une structure colloïdale. Sa viscosité, plus grande que celle de l'eau, égale souvent celle de la glycérine, parfois celle d'une gelée. Cette viscosité varie avec les espèces cellulaires et, dans une même espèce, avec l'âge et l'activité de la cellule considérée. Le hyaloplasme paraît optiquement vide.

● Membrane cytoplasmique

La membrane cytoplasmique est souple et élastique; sur une amibe, on peut l'étirer au micromanipulateur (p. 145). Elle se reforme si on la déchire. Mais, si la destruction est trop large, le cytoplasme se répand à l'extérieur et la cellule meurt.

● Organites

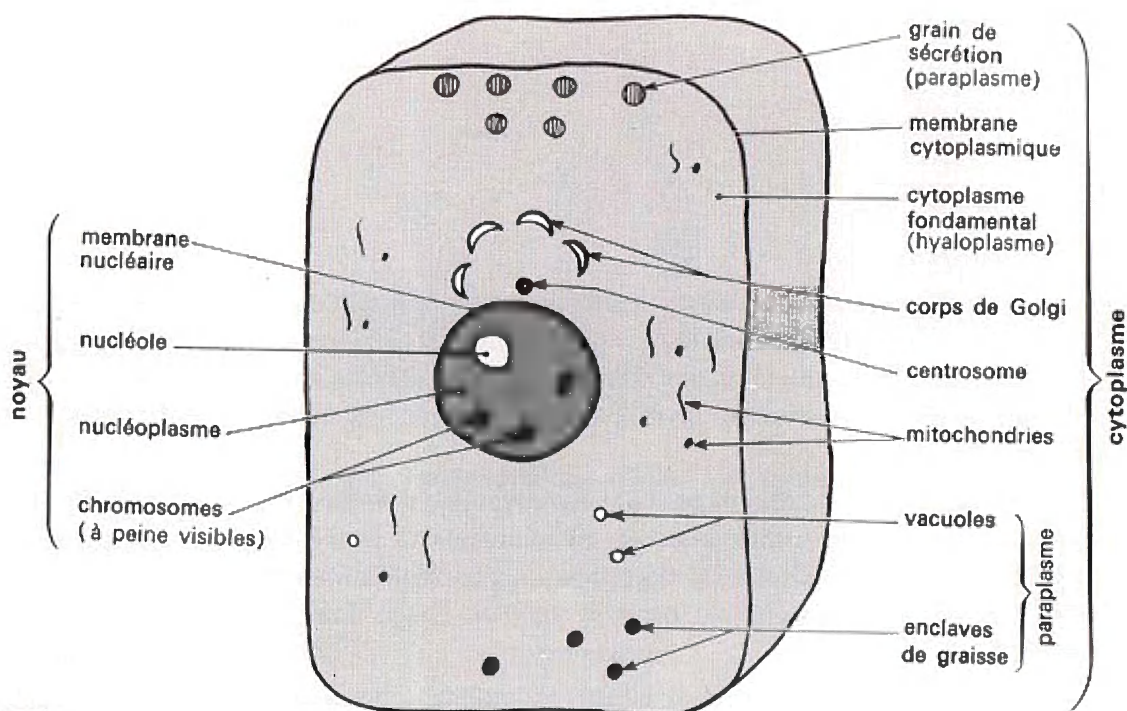
Les uns sont reconnus dans toutes les cellules animales et végétales. Ce sont : des mitochondries, un *appareil de Golgi* (formé de dictyosomes), un *réticulum endoplasmique* (comprenant saccules et tubules).

Les autres ne sont pas toujours présents. Il s'agit : d'un *centrosome* (presque constant dans les cellules animales mais rare dans les cellules végétales), de *plastides* (n'existant que dans les cellules végétales), d'organites désignés le plus souvent par le terme d'*enclaves* (les vacuoles, de types divers, font partie de ce groupe hétérogène).

- Les **mitochondries** (du grec *chondros*, graine et *mitos*, filament) sont des corpuscules en forme de grains ou de bâtonnets (2 à 3 μ de longueur et un demi-micron de largeur), souvent flexueux, mobiles et déformables. Leur abondance varie avec les types cellulaires. (Ils représentent près d'un cinquième du volume total dans les cellules excrétrices du rein.)

- L'**appareil de Golgi** est le plus fragile des organites cellulaires, généralement invisible sur la cellule vivante, et pour lequel n'existe aucune coloration vitale. Comme pour les mitochondries, cette grande fragilité explique que l'appareil de Golgi soit resté longtemps ignoré des cytologistes.

Découvert en 1898 par Golgi (Prix Nobel 1906) sur la cellule nerveuse (bien plus tard sur la cellule végétale), il se présente au microscope optique soit sous forme de corpuscules isolés (corps de Golgi), soit sous forme d'un réseau continu.



17

Schéma d'une cellule animale.

- Le terme d'**ergastoplasme** désigne, depuis la fin du siècle dernier, des filaments disséminés dans le cytoplasme, filaments restés énigmatiques jusqu'à ce que le microscope électronique éclaire leur structure et montre qu'ils ne constituent qu'une portion d'un ensemble plus important : le *réticulum endoplasmique*. Nous en reparlerons.

- Le **centrosome** ou centre cellulaire est une minuscule sphérule brillante, centrée par un ou deux granules (de 0,1 à 0,3 μ m) très colorables, les *centrioles*. Ces organites doivent leur nom au fait qu'ils occupent généralement le centre de la cellule **17** ; ils sont souvent situés près du noyau.

|| Dans le règne végétal, le centrosome n'existe que chez les Champignons, quelques Algues, dans certaines cellules de Mousses et de Ptéridophytes.

- Les **plastés**, particuliers aux cellules végétales, accumulent de l'amidon (amyloplastés), des lipides (oléoplastés), des protides (protéoplastés), de la chlorophylle (chloroplastés), d'autres pigments (chromoplastés).

Les *amyloplastés* abondent surtout dans les racines (Salsifis, par ex.), les tiges (tubercules de Pomme de terre, par ex.), les graines dites amylacées (Céréales, Légumineuses), certains fruits (Banane, par ex.).

Les *chloroplastés* vous sont déjà connus (voir livre de 1^{re}).

Les *chromoplastés* colorent en jaune (avec xanthophylles), en orange (avec carotène), en rouge (avec lycopène), certains fruits, fleurs et mêmes racines (de la Carotte, par ex.).

Les *oléoplastés* contiennent de fines gouttelettes d'huile tandis que les *protéoplastés* sont chargés de protides, soit à leur intérieur, soit à leur surface. Les uns et les autres ne jouent qu'un rôle réduit dans l'oléogénèse et la protéogénèse végétales, les lipides apparaissant surtout en enclaves sans substratum au sein du cytoplasme et les protides de réserve s'accumulant dans les vacuoles.

- Les **vacuoles** sont des cavités du cytoplasme remplies d'eau tenant en solution des colloïdes et des cristoïdes. Le rouge neutre les colore sur la cellule vivante (voir T.P.). Petites et nombreuses dans les cellules animales et les cellules végétales jeunes, elles grandissent et se fusionnent dans les cellules végétales âgées

18 .

L'étude des Paramécies (page 131) montre deux autres types de vacuoles : *vacuoles pulsatiles*, véritables organes circulatoires et excréteurs; *vacuoles digestives* dans lesquelles s'effectue la digestion de produits alimentaires ingérés par la cellule. Les vacuoles digestives, nous le verrons (page 158), semblent être assez répandues.

- Citons, comme autres enclaves assez fréquentes : les **inclusions de lipides**, en gouttelettes liquides ou en particules solides, colorables en noir par l'acide osmique; les **grains de sécrétion** des cellules glandulaires, qui s'accumulent à un pôle de la cellule avant d'être excrétés. Les inclusions de lipides sont abondantes dans les graines et les fruits des plantes dites, pour cette raison, oléagineuses, et dans les cellules adipeuses des animaux.

2 NOYAU

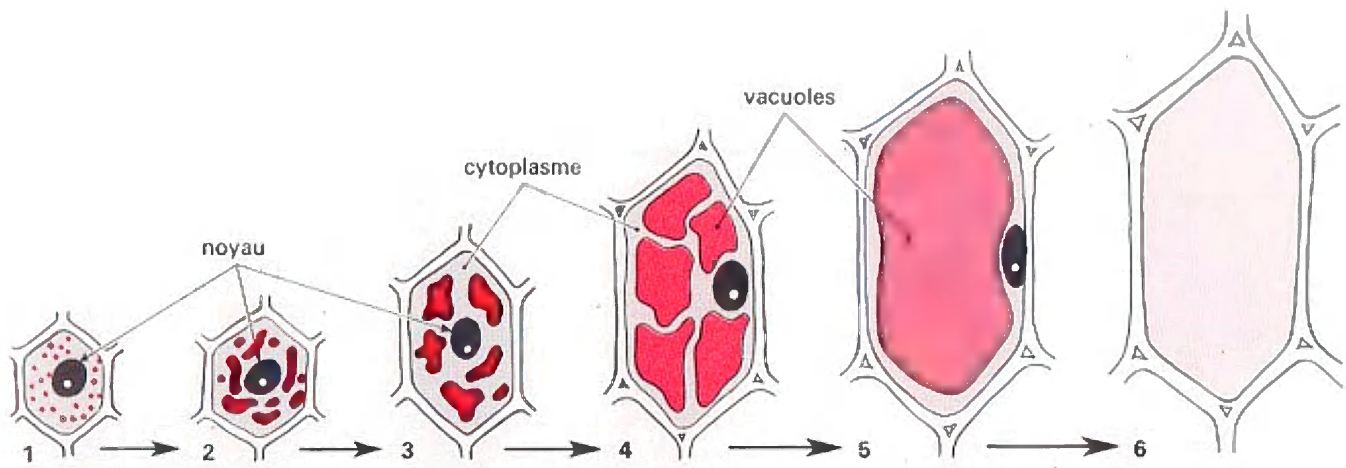
Le noyau est toujours complètement entouré de cytoplasme dont il est séparé par une enveloppe, la *membrane nucléaire*.

Dans la cellule vivante, le noyau apparaît comme une vésicule claire et réfringente, avec un ou plusieurs globules brillants, les **nucléoles**. Il contient le **suc nucléaire** ou **nucléoplasme**, dans lequel baignent les nucléoles et de fins filaments enchevêtrés, les **chromosomes**, qui n'apparaissent avec netteté que lorsque la cellule se divise (page 174). Les chromosomes (de *chroma*, couleur) furent ainsi appelés parce qu'ils retiennent fortement certains colorants.

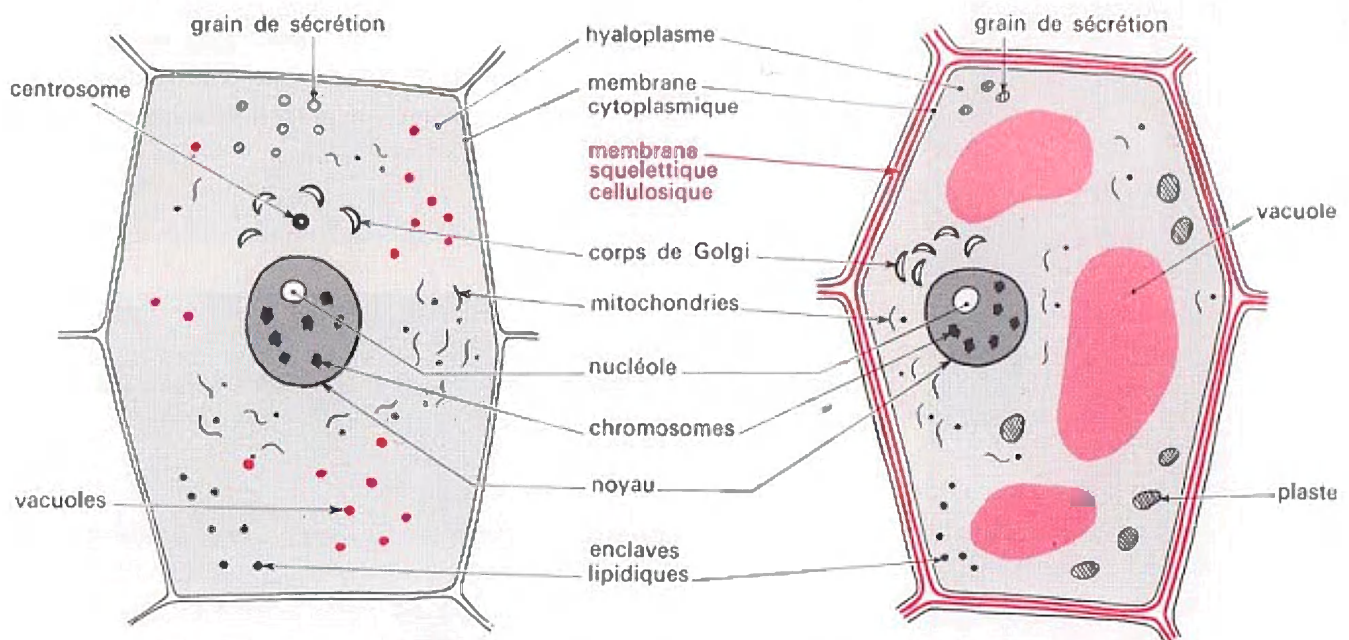
3 COMPARAISON DES STRUCTURES DE CELLULES ANIMALES ET DE CELLULES VÉGÉTALES

La figure 19 schématise la structure des cellules animales (en général) et la structure des cellules végétales (en général), telles que l'étude au microscope optique permet de les établir.

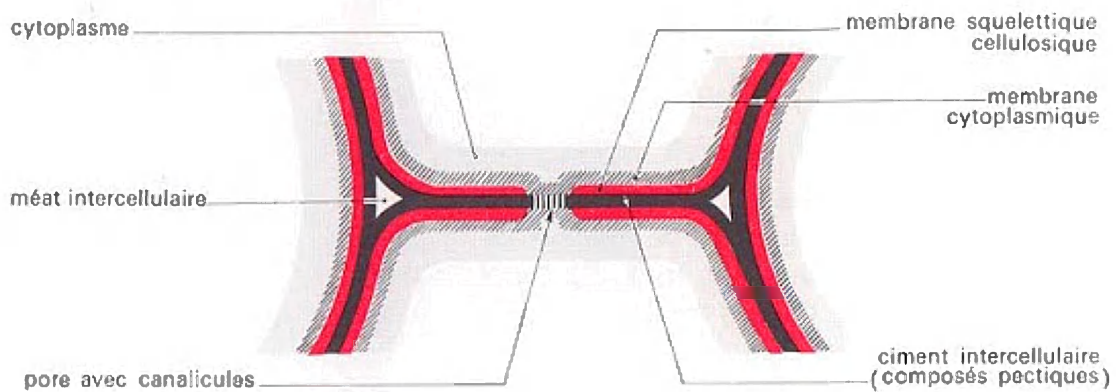
Les membranes squelettiques de deux cellules végétales contiguës sont réunies entre elles par une sorte de ciment intercellulaire 20 . L'examen microscopique à très fort grossissement montre que les membranes squelettiques présentent des pores au niveau desquels la lamelle médiane est percée de canalicules extrêmement fins appelés *plasmodesmes* (de *desmos*, lien; liens entre les cytoplasmes des cellules contiguës).



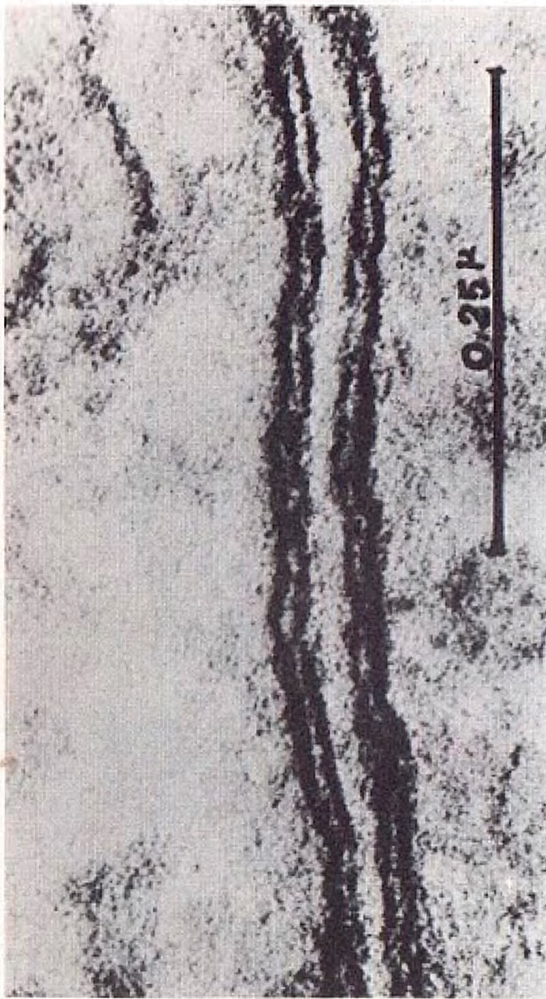
18 Transformation des vacuoles dans les cellules végétales.
1, cellules jeunes ; 5, 6, cellules âgées.



19 Schémas d'une cellule animale et d'une cellule végétale.



20 Structure de la membrane squelettique.



21 Membranes cytoplasmiques de deux cellules contiguës. Entre les deux membranes, espace intercellulaire de 100 à 200 Å. Chacune des membranes (deux traits noirs encadrant une zone claire) est une membrane plasmique qui, sur les photographies de la page suivante prises à de plus faibles grossissements, se trouve figurée par un seul trait.

Grâce à son pouvoir de résolution 200 fois plus élevé que celui du microscope optique, le microscope électronique a révélé, sur des coupes ultra-minces (épaisseur inférieure ou égale à un dixième de micron) de cellules fixées, des structures fines et précises (de 0,1 à 0,002 micron) appelées *ultrastructures* (ou *structures inframicroscopiques*) que nous résumons ci-après.

Cette découverte est importante, car c'est au niveau de ces structures que se déroulent les processus fonctionnels élémentaires de la physiologie cellulaire. En nous révélant une machinerie cellulaire, même complexe, elle éclaire plus qu'elle ne complique, car rien n'était plus énigmatique que le fonctionnement d'un cytoplasme optiquement vide. Les photographies des pages 138 à 142 ont été prises avec le microscope électronique.

1 CYTOPLASME

a. Hyaloplasme

Comme avec le microscope optique, le hyaloplasme apparaît une matière continue qui renferme les organites.

b. Membrane cytoplasmique

Elle apparaît comme étant tripartite, deux zones sombres, de nature protéique, encadrant une zone claire de nature lipidique **21**. Cette structure est générale et se retrouve dans la plupart des organites cellulaires. Elle constitue la *membrane plasmique*.

c. Mitochondries

Chaque mitochondrie est limitée par deux membranes plasmiques, la plus profonde émettant vers l'intérieur des prolongements ou « crêtes » en forme de lamelles ou de villosités **22**.

d. Appareil de Golgi

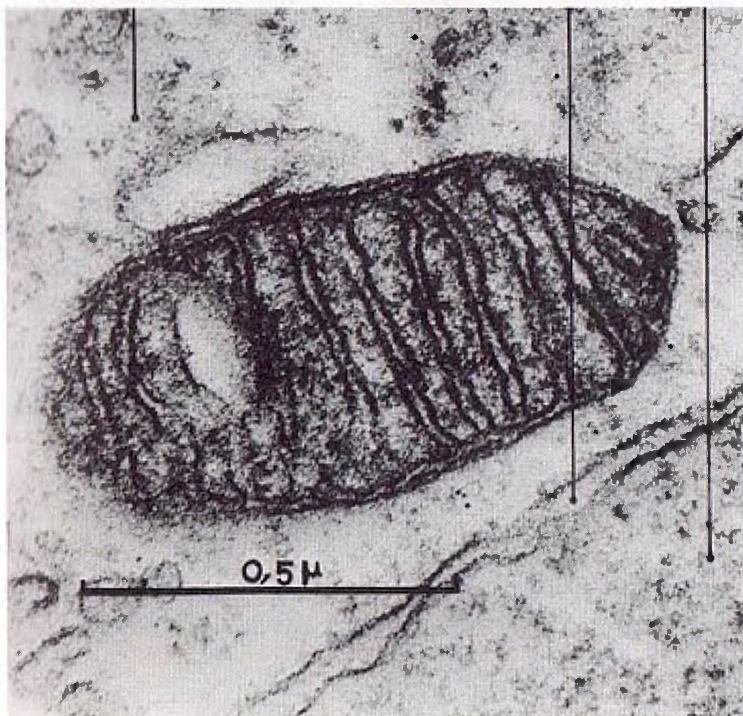
Le microscope électronique a non seulement confirmé la réalité de ce complexe, si longtemps discuté, dans la cellule animale, mais il a révélé son existence, toute semblable, dans la cellule végétale.

Il le montre formé de saccules aplatis et de petites vésicules qui les prolongent, limités par une membrane plasmique **23**.

cytoplasme

membrane nucléaire

noyau



22

Mitochondrie.

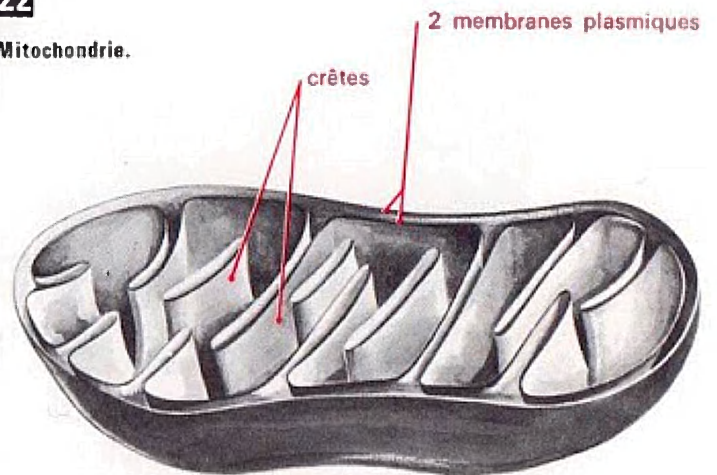


Schéma d'une mitochondrie (1 à 5 μ de longueur).

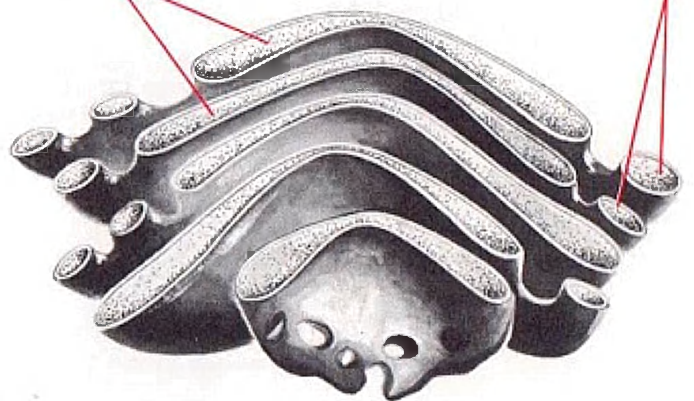
23

Golgi.



sacculles

vésicules



Coupe d'un corps de Golgi.

e. Réticulum endoplasmique

Il est constitué de vésicules aplaties, de formes variées, communiquant entre elles par des anastomoses nombreuses et compliquées **24**. Il est limité par une membrane plasmique et enferme une substance d'apparence homogène. Il peut présenter sur sa face externe de très fines granulations (de 0,005 à 0,02 micron) : les *grains de Palade* ou *ribosomes*. (Il existe parfois des ribosomes non en contact avec les membranes, disséminés dans le hyaloplasme.) Les ribosomes sont ainsi appelés parce qu'ils sont constitués de nucléoprotéines avec acide ribonucléique (ARN) (page 168).

La surface totale du réticulum est énorme par rapport aux dimensions de la cellule¹.

f. Centrosome

On nomme *centriole (s)* la (ou les) granulation (s) centrale (s) du centrosome, visible (s) au microscope optique. Au microscope électronique, un centriole apparaît comme un cylindre creux de 0,15 micron de diamètre sur 0,5 micron de longueur, dont la paroi est constituée par la réunion de 9 triplets de canalicules parallèles périphériques **25**.

Cette curieuse structure à 9 éléments se retrouve dans la constitution des éléments mobiles : cils vibratiles, flagelles, et des corpuscules basaux situés à la base des cils vibratiles.

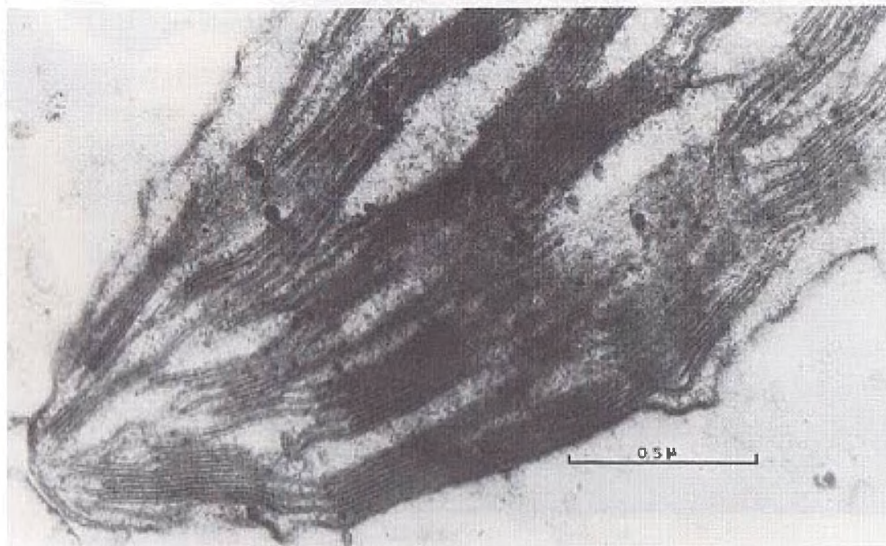
g. Plastides

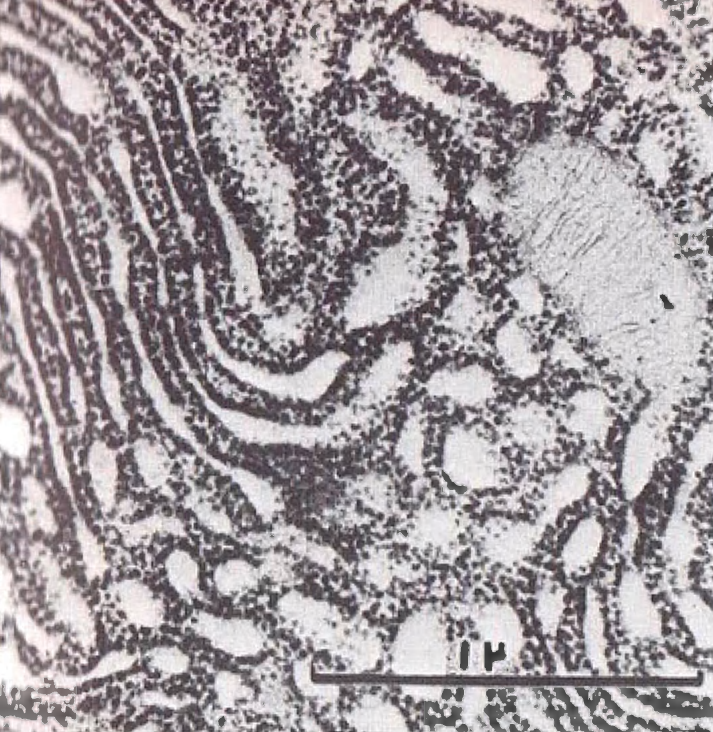
Ils ont une structure voisine de celle des mitochondries, mais avec lamelles plus développées et disposées de manières différentes suivant les types considérés.

Alors qu'au microscope optique les *chloroplastes* présentent seulement des granulations riches en chlorophylle appelées *grana*, disséminées dans une substance d'apparence homogène nommée *stroma*, ils présentent au microscope électronique

1. Les parties du réticulum porteuses de ribosomes correspondent à l'*ergastoplasme* découvert avec le microscope optique (page 135). En fait, il semble qu'on considère de plus en plus « réticulum endoplasmique » et « ergastoplasme » comme deux termes synonymes.

26
Extrémité d'un chloroplaste.

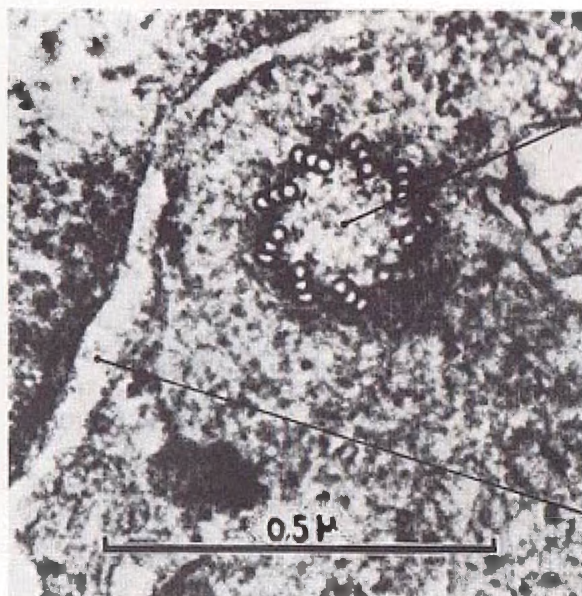
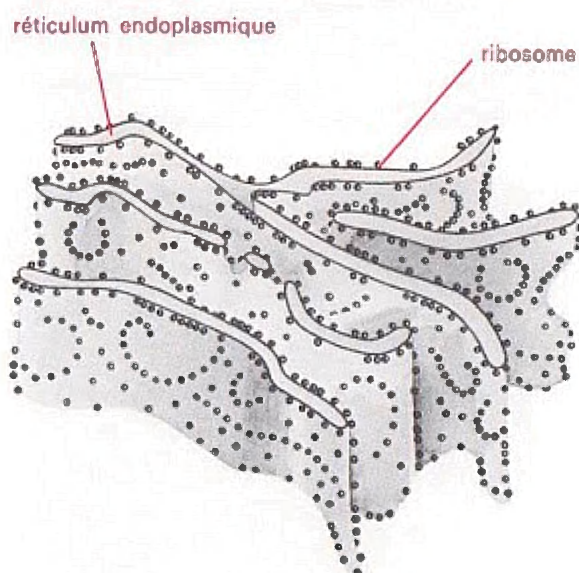




Ergastoplasme et ribosomes.

24

Schéma de leur structure.



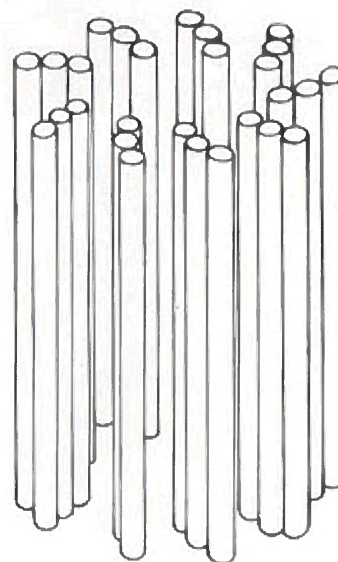
centriole

membrane nucléaire

Centriole.

25

Schéma de la structure d'un centriole.



un grand nombre de lamelles parallèles formant des sacs aplatis (26 extrémité d'un chloroplaste). La lumière des sacs a une largeur de l'ordre d'une cinquantaine d'angströms.

Un granum paraît être constitué par un empilement de quelques dizaines de sacs aux parois épaisses chargées de chlorophylle. Dans le stroma, les membranes sont plus minces et sans doute dépourvues de pigment.

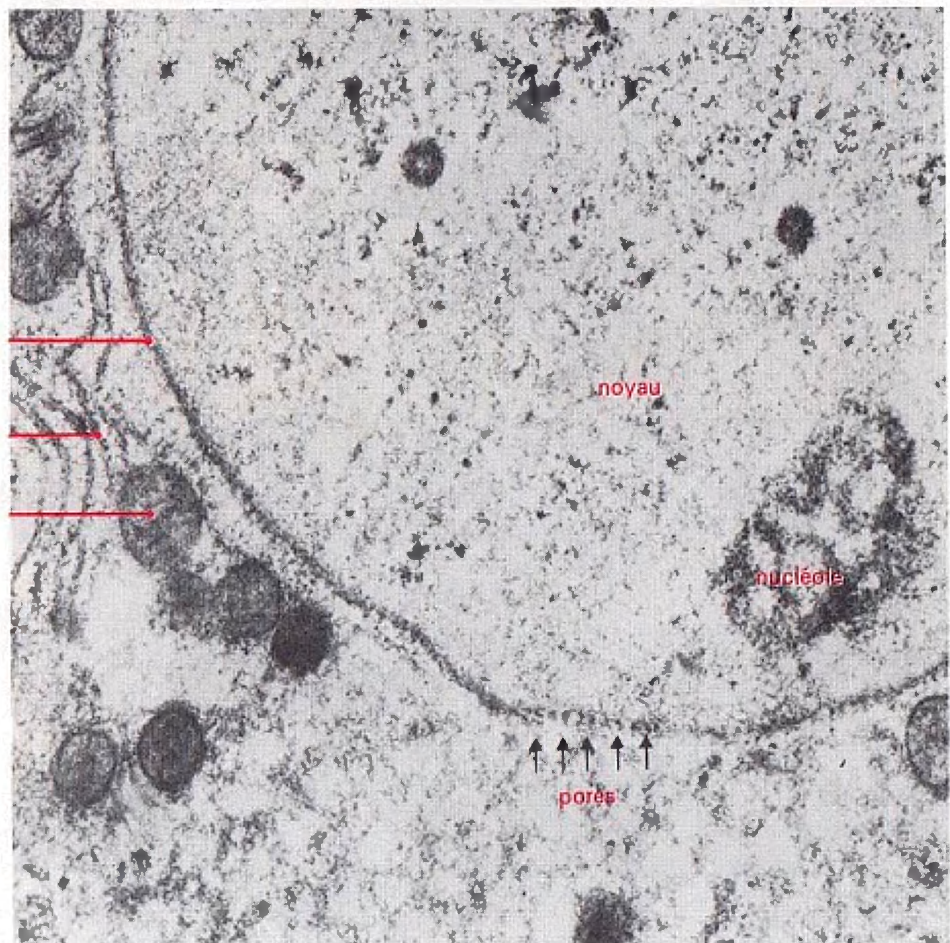
h. Enclaves inertes

Les *grains de sécrétion* forment de grosses granulations denses de 0,6 à 0,8 micron, sans membrane. Les *inclusions lipidiques* sont des gouttelettes d'huile de 0,05 à 100 microns, apparaissant sous forme de grains noirs par leur fixation à l'acide osmique. Le glycogène, très soluble, n'est pas détectable. Les granulations de ce corps, visibles au microscope optique, seraient le résultat d'artefacts.



27

Noyau dans une cellule de racine d'oignon. La cellule a été décapée par un procédé spécial: le noyau est apparu en relief avec tous les pores de sa membrane. (x 13500)



28

Membrane nucléaire.
Photographie d'une coupe de noyau d'une cellule hépatique. Les flèches indiquent les pores. (x 2400)

2 NOYAU

a. Membrane nucléaire

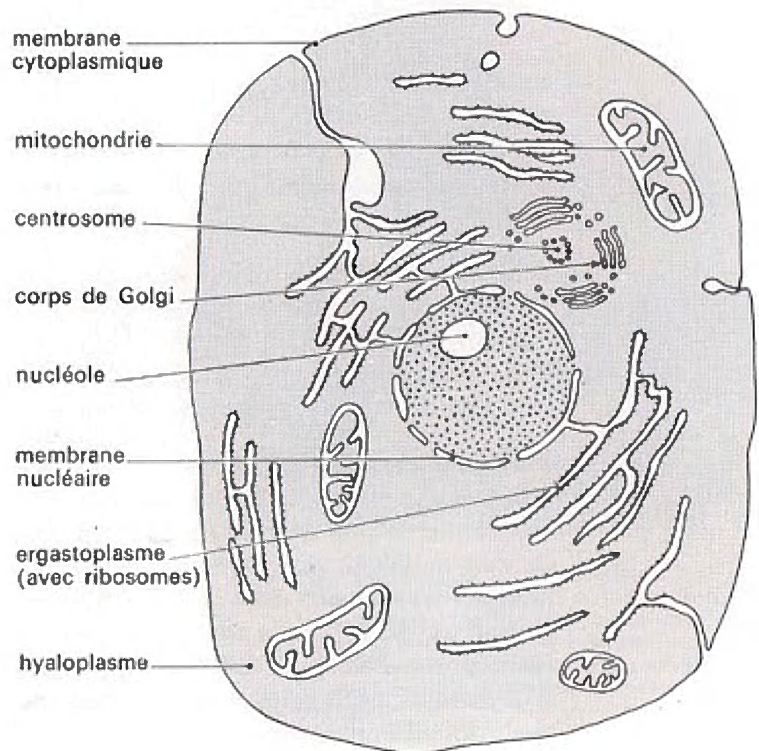
La membrane nucléaire est composée de deux membranes plasmiques séparées par un mince espace périnucléaire qui communique avec les cavités du réticulum endoplasmique **27** et **28**. Par endroit, la membrane nucléaire présente des *pores*, considérés parfois comme fermés, parfois comme ouverts.

b. Nucléoles

Ils apparaissent irréguliers, sans membrane, d'aspect spongieux.

c. Nucléoplasme et chromosomes

Contrairement à ce que l'on espérait, le microscope électronique n'a pas apporté de connaissances précises sur le nucléoplasme et les chromosomes. Ce résultat décevant tient sans doute au fait qu'on ne sait pas fixer assez finement les constituants des chromosomes, ce qui souligne l'utilité et l'importance des techniques préparatoires à l'observation.

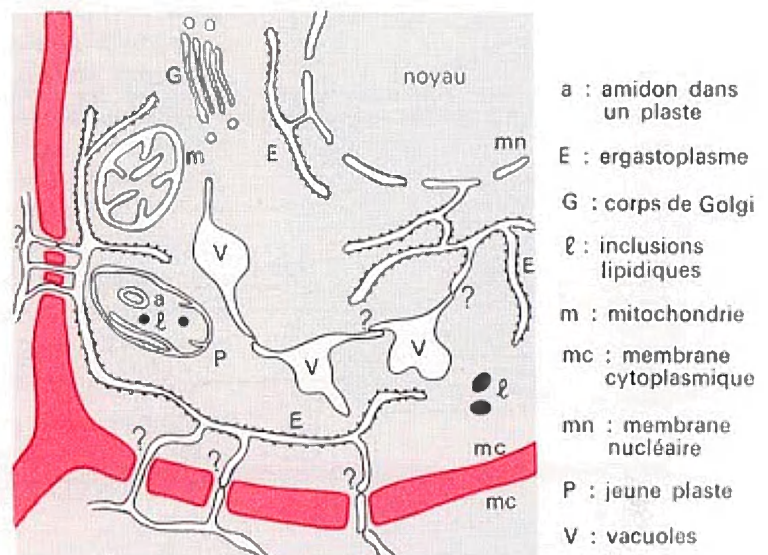


29 Schéma des organites permanents d'une cellule animale vue au microscope électronique.

3 PROBLÈMES DES MEMBRANES

Certains auteurs pensent que le réticulum s'ouvre, au moins par intermittence, à l'extérieur de la cellule. La figure **29** tient compte de cette manière de voir.

D'autres auteurs affirment qu'il s'y ouvre d'une façon permanente. Quelques-uns vont plus loin en formulant l'hypothèse que les membranes plasmiques dériveraient plus ou moins directement de la membrane cytoplasmique périphérique : les corps de Golgi seraient en communication directe avec le réticulum, etc. Les vacuoles, si développées dans les cellules végétales âgées, seraient des dilatations du réticulum. La figure **30** schématise le réticulum dans une cellule végétale ; peut-être passe-t-il de cellule en cellule par les plasmodesmes (signalés page 136) avec lesquels, c'est une chose certaine, il est toujours en relation.



30 Schéma de l'ultrastructure du cytoplasme d'une cellule végétale jeune. Les ? indiquent que des doutes persistent encore pour certains auteurs sur les continuités vacuoles-ergastoplasmes et sur les rapports entre ergastoplasmes de cellules contiguës. (La figure indique 3 possibilités.) En rouge : la membrane squelettique pecto-cellulosique.

QUELQUES TECHNIQUES UTILISÉES POUR L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE DES CELLULES¹

Le cytologiste étudie assez rarement des *cellules isolées* (êtres unicellulaires ou Protistes, œufs, globules sanguins, cellules en culture...), mais plus souvent des cellules prélevées sur des organes après *dilacération* (pages 32 à 34, 174), *arrachement* (page 127) ou réalisation de *coupes minces* d'épaisseurs variées (1^{re} D). On a souvent recours à la *culture des tissus* pour étudier telle ou telle catégorie de cellules.

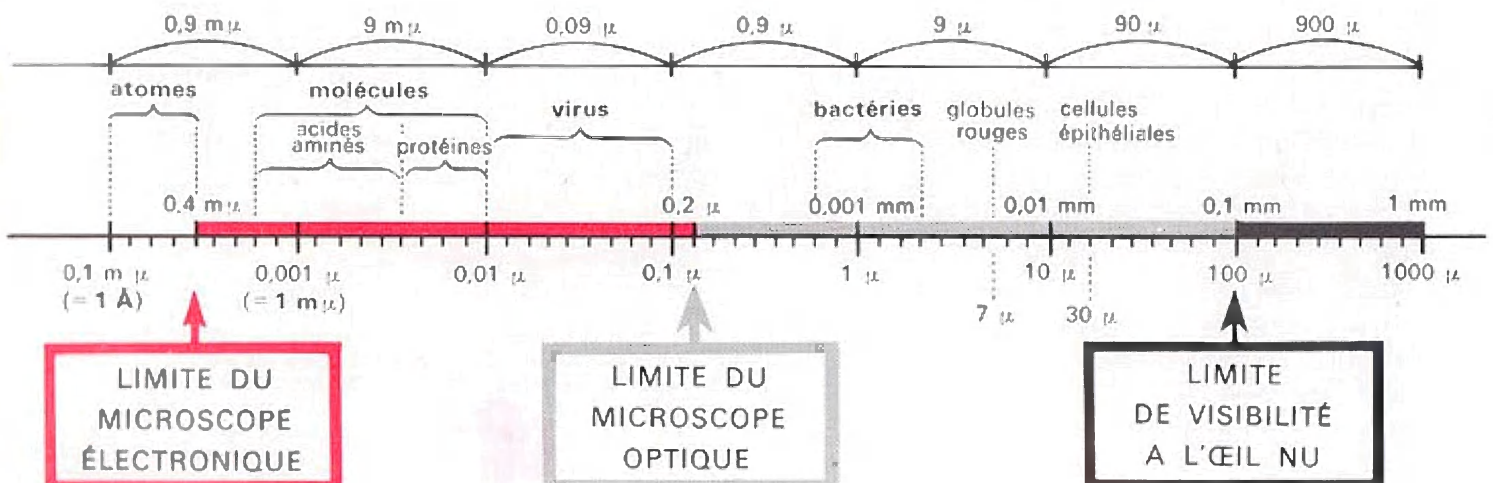
- L'étude d'un tissu vivant doit être complétée par celle du même tissu après *fixation*. La fixation permet de maintenir les structures à observer. Tissus ou cellules sont plongés dans un liquide qui les fixe dans leur état. Les liquides employés (formol, acides acétique, picrique, osmique, chromique...) sont dits *fixateurs*. Ils donnent une coagulation très fine de la matière vivante en conservant ses délicates structures.

- Dans le cas des organes végétaux, habituellement plus rigides que les organes animaux, on peut, si l'on ne désire que quelques coupes, obtenir celles-ci à la main avec un rasoir. Par contre, si l'on désire de nombreuses coupes minces de quelques microns ou dixièmes de micron d'épaisseur, on est obligé de durcir, après fixation, les tissus (animaux ou végétaux) en les incluant dans de la paraffine fondue qu'on laisse refroidir; c'est le bloc d'inclusion qui est débité en coupes avec un *microtome*. Les coupes sont mises en place sur les lames porte-objet, puis débarrassées de leur paraffine par chauffage et dissolution à l'aide d'un solvant approprié. Le microscope électronique exige des coupes ne dépassant pas quelques millimicrons d'épaisseur. On noie souvent les cellules dans de la matière plastique transparente avant de les couper en tranches à l'aide de lames de verre ou de diamant. Un *ultramicrotome* permet d'obtenir des coupes de 50 angströms d'épaisseur. Vous avez apprécié, en travaux pratiques, l'utilité des colorants, *colorant vital* (rouge neutre dilué), *colorants toxiques*, qui tuent la cellule mais qui rendent les images microscopiques plus lisibles (Lugol, vert de méthyle). Il existe toute une gamme de colorants utilisés en cytologie. Certains d'entre eux ont une affinité particulière pour telle catégorie d'éléments cellulaires. Rappelez-vous que le vert de méthyle colore électivement le noyau, le rouge neutre de très faible concentration ou additionné de Ringer, les vacuoles.

Échelle logarithmique des grandeurs microscopiques (d'après M. Bessis). Chaque division principale de l'échelle représente une grandeur 10 fois plus petite que la précédente.

1. Il ne sera question que de l'essentiel des techniques qui, dans la plupart des cas, sont plus compliquées que les lignes suivantes pourraient le faire croire.

33



Remarque importante. La plus élémentaire prudence consiste à s'assurer, lors d'un premier emploi de fixateur et colorant nouveaux, que ceux-ci ne créent pas de figures artificielles (*artefacts*). Des comparaisons s'imposent avec les résultats obtenus grâce à toutes les techniques utilisées auparavant, y compris l'étude de la cellule vivante.

- Voir les organites cellulaires est bien. Mais il y a mieux. Les toucher, les manipuler, apprécier leur consistance, disséquer la cellule, pratiquer sur elle de véritables opérations chirurgicales, est possible grâce au *micromanipulateur*

31 . Avec cet appareil, l'opérateur, imprime aux *micro-instruments* (micro-scalpel, micro-crochet, micro-pipette, en verre étiré) des déplacements de faible amplitude, dans les trois directions de l'espace.

La souplesse, la précision et la fidélité du système permettent les opérations les plus délicates. (On pourrait aisément écrire en toutes lettres un message sur le dernier article d'une patte de mouche.) Ainsi peut-on, avec des micro-aiguilles, extirper un noyau d'une cellule **32** et l'introduire dans une autre cellule; avec une micro-pipette, ponctionner un noyau, injecter un réactif.

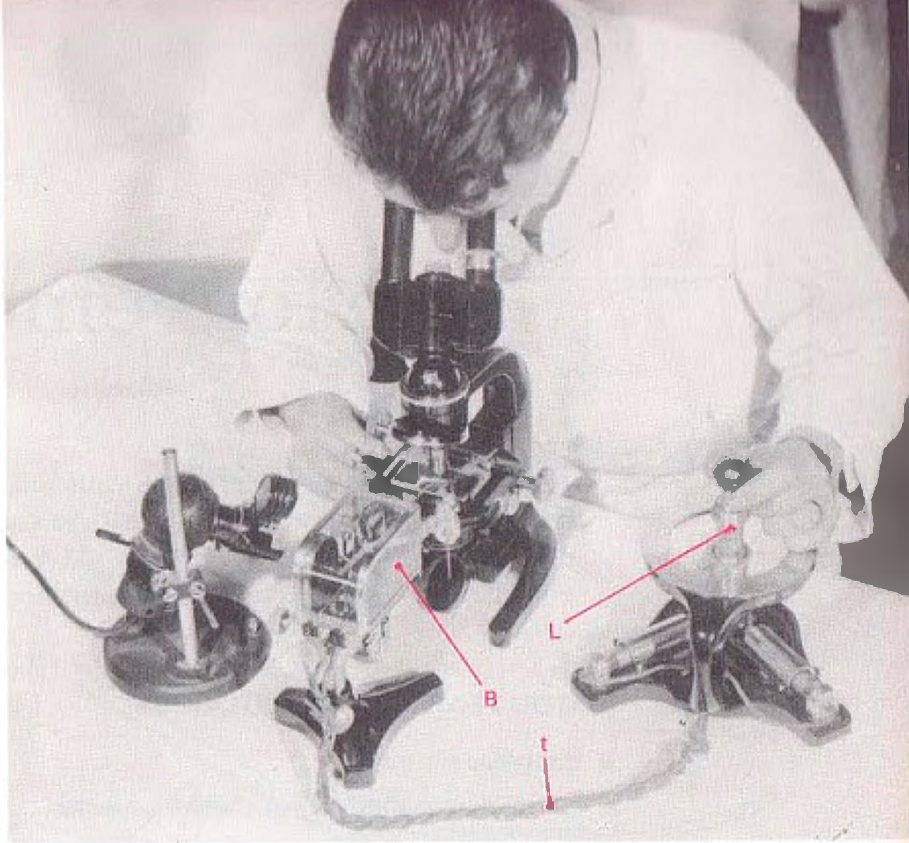
- *Microphotographie et microcinématographie* complètent admirablement les examens directs au microscope.

Une cellule évolue dans le temps. Quand on l'observe longtemps d'une manière continue, on voit ses organites changer de place et de forme. Mais l'observation prolongée est fatigante, certains mouvements échappent à la première vision parce que trop lents ou trop rapides. Dans le dernier cas, une position donnée est pratiquement insaisissable par le dessin. Seuls, l'instantané photographique et mieux encore le cinéma qui la situe dans le temps permettent de l'observer. De plus leur enregistrement est impartial. Il ne comporte pas, comme le dessin, une part importante d'interprétation. En outre, le cinéma, par l'accélération ou le ralentissement, analyse des mouvements trop lents ou trop rapides pour une observation directe.

L'observateur peut faire, après coup, des découvertes sur ses clichés ou ses films. Nombre de cytologistes ont vu pour la première fois sur l'écran tels mouvements du noyau, des chondriosomes, des chromosomes (page 177).

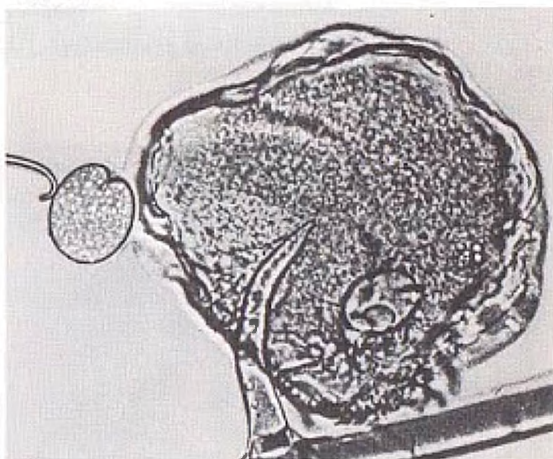
La caméra peut enregistrer à intervalles réguliers, même pendant la nuit, automatiquement, un phénomène de longue durée que l'observateur ne peut suivre lui-même 24 heures sur 24. La projection réalise ensuite une synthèse de tous ces instantanés.

Vous connaissez les possibilités du *microscope électronique* **33** .

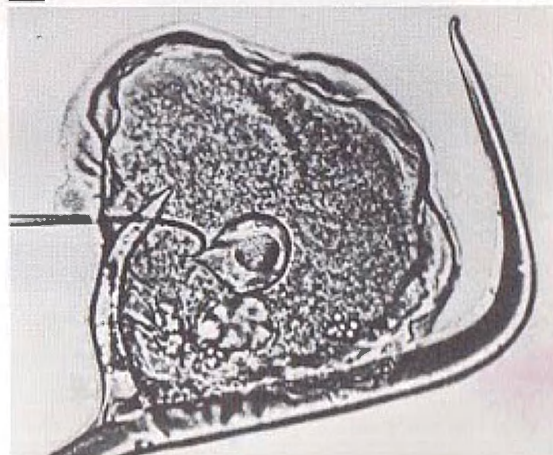


31 Micromanipulateur de De Fonbrune utilisé à l'Institut Pasteur. De sa main gauche, l'utilisateur manœuvre le levier L qui commande 3 pompes à air (une verticale, deux horizontales). Celles-ci agissent par 3 tuyaux t sur les 3 capsules pneumatiques du boîtier B qui actionnent dans les 3 directions de l'espace le micro-instrument pénétrant dans la préparation.

Chirurgie cellulaire ou microchirurgie. Bel exemple de technique physiologique moderne. Deux phases de l'extraction du noyau d'une amibe de 100 microns à l'aide d'un micro-crochet de verre. L'amibe est maintenue entre les deux branches d'une micro-fourche de verre confectionnée par l'opérateur.



32



11. Mouvements et échanges

Les observations au microscope vous ont montré que la vie cellulaire se reconnaît fréquemment au mouvement. Mais, les cellules vivantes se nourrissent et respirent, elles ont des échanges importants, de matière et d'énergie, avec le milieu où elles vivent. Mouvements et échanges sont deux manifestations de la vie cellulaire.

1 MOUVEMENTS CELLAIRES

● Rappelez les cas :

- a. de déplacements d'organismes unicellulaires;
- b. de mouvements intracellulaires, que vous avez observés jusqu'à ce jour.

● Les Protozoaires les plus communs se trouvent partout dans la nature : eaux douces dormantes, sur algues et plantes aquatiques, mousses (en particulier, de marécages), objets immergés, dans la vase verte des caniveaux mal entretenus (souvent riches en Amibes), l'eau de mer, les laisses de mer sur les plages, sur les Spongiaires, les coquilles de Mollusques (même achetées pour la consommation), etc. Une méthode de récolte efficace consiste à immerger (dans eaux dormantes,

mares, marécages...) des lames porte-objets sur des supports à rainures. Les Protozoaires se fixent sur les lames.

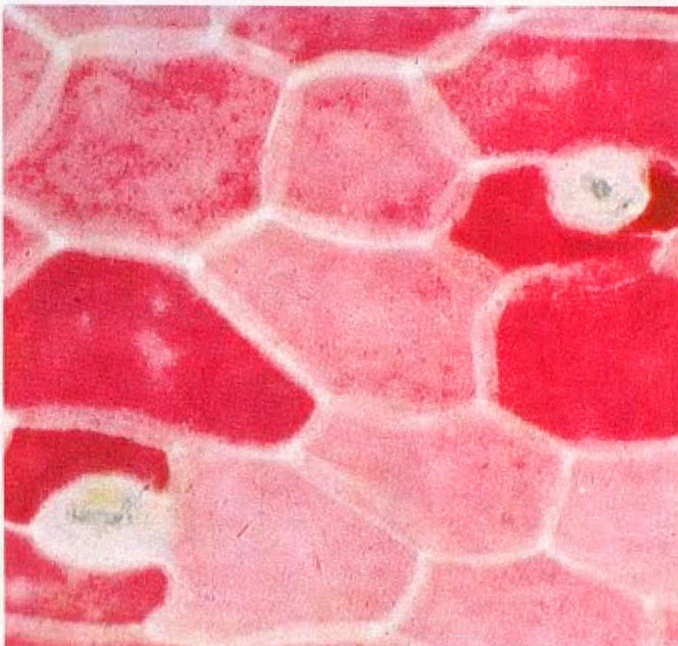
2 EXPÉRIENCES AVEC DES CELLULES AU SUC VACUOLAIRE COLORÉ NATURELLEMENT

Cellules d'épiderme de feuille de Joubarbe

Cet exercice sera fait après lecture des pages 152 à 156.

Les Joubarbes sont de petites plantes grasses, à feuilles charnues en rosettes (1^{re} D, page 292). Leurs feuilles sont parfois, par places, colorées en rouge par un pigment (anthocyane) dissous dans les sucs vacuolaires des cellules.

2 A



B



cellulaires

● Détachez un fragment d'épiderme de feuille dans une partie colorée; placez-le entre lame et lamelle dans une goutte d'eau : examinez cette préparation au microscope.

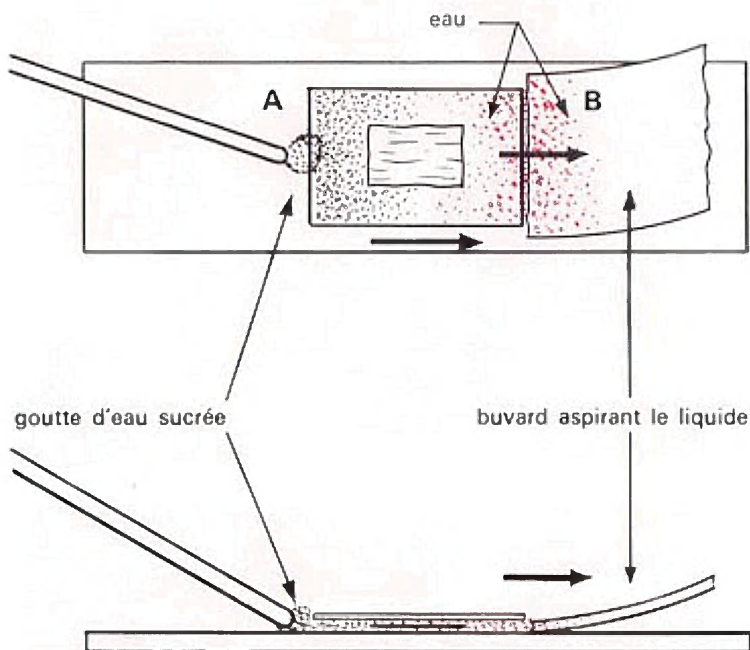
- Suivant la technique indiquée par la figure 1, remplacez l'eau de montage par une solution concentrée de sucre (donnez la concentration).

- Regardez au microscope les modifications qui se produisent. (Les photographies de la figure 2 ont été prises avec une telle préparation au bout de 3, 4, et 6 minutes.)

Quelles modifications ont subi les cellules ? Auraient-elles pu être obtenues avec d'autres liquides ? Donnez-en un exemple.

Choisissez une cellule de la préparation, dessinez-la sous ses aspects successifs, et annotez vos dessins.

● Sans déplacer la préparation, essayez la goutte d'eau sucrée qui avait été posée sur la lame, et remplacez-la par une goutte d'eau pure. (Mettez un morceau de papier filtre neuf à la place de celui qui a déjà été utilisé.)



1

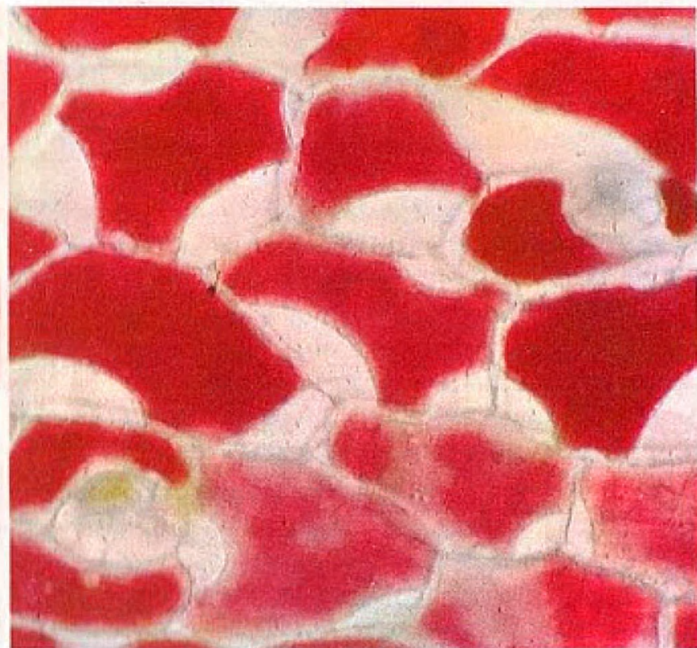
Comment substituer un liquide à un autre sans enlever la lamelle.

Lorsque la goutte déposée en A entre en contact avec le liquide d'examen on aspire celui-ci avec papier filtre ou buvard placé en B. Il s'établit sous la lamelle un courant de A vers B qui substitue progressivement le liquide A au précédent.

Remarquez deux stomates (taches claires): l'un en bas et à gauche, l'autre en haut et à droite. Il est facile de suivre de A en D les modifications suivies par telle ou telle cellule. (x 370)

2 C

D

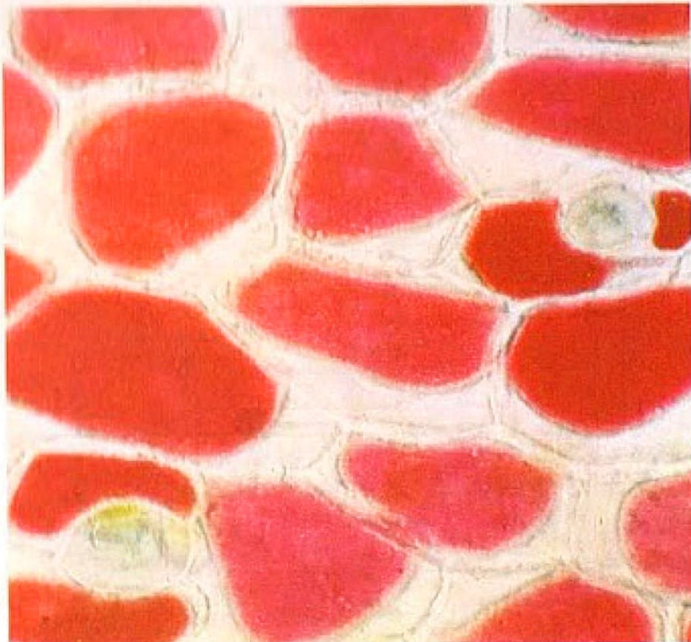


6'

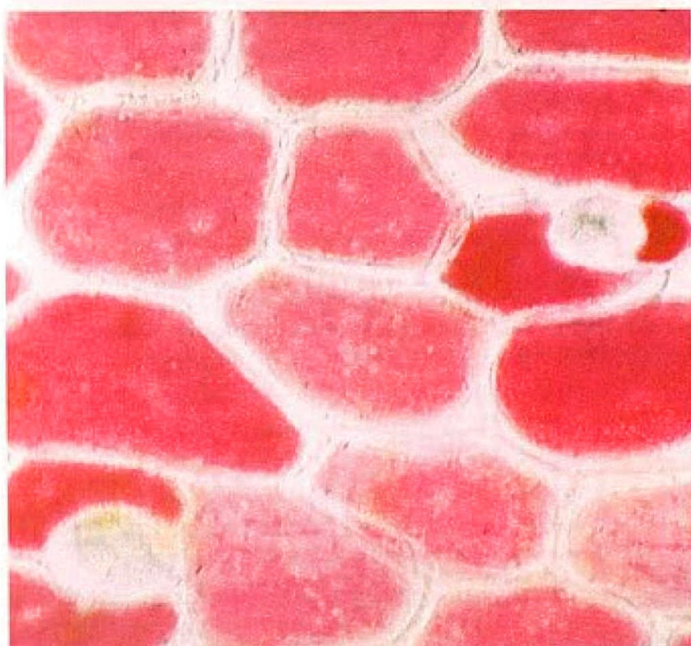
147

4' 147
C A S n o l y s e

A

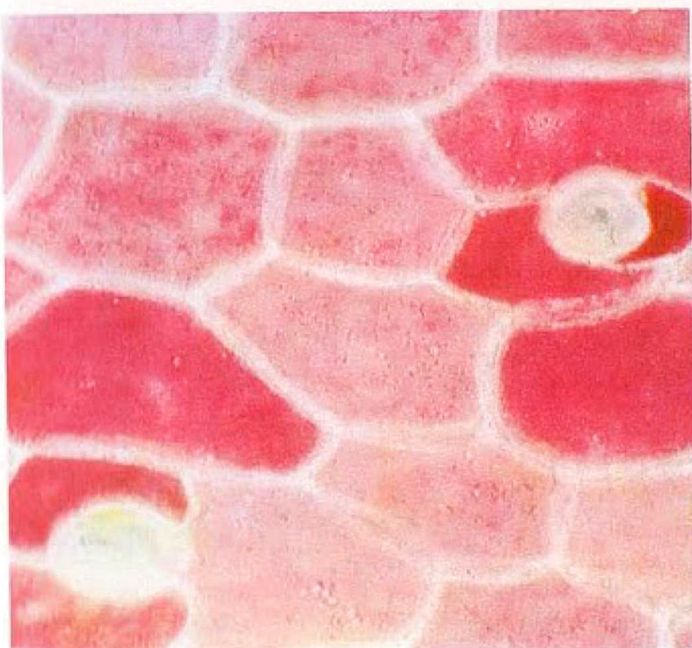


B



3

C



- Regardez au microscope comme précédemment; voyez à nouveau les cellules se modifier. (Les photographies de la figure 3 ont été prises au bout de 2, 3, 4 minutes.)

Quelles modifications les cellules subissent-elles ? Comment expliquez-vous ces modifications ? Voyez-vous des différences entre les aspects des cellules sur les photographies de la figure 2 et de la figure 3 ? Quelles sont ces différences, comment les expliquez-vous ?

Notes ● Les manipulations demandées avec l'épiderme d'une feuille de Joubarbe peuvent se faire avec l'épiderme d'un pétale de Tulipe ou de Violette, de sépale de Sauge ornementale, avec toute cellule à vacuoles colorées naturellement (poils portés par le calice de Sauge, pulpe sous-épidermique d'une baie de Troène, épiderme coloré d'une racine de Radis, etc.).

● Des exercices semblables peuvent être faits avec des cellules d'épidermes d'Oignon colorées au rouge neutre très dilué ou additionné de Ringer. La solution sucrée peut être remplacée par de l'eau salée à 20 g de NaCl par litre.

3 ACTION DE L'EAU SALÉE, DE DIVERSES CONCENTRATIONS, SUR LES GLOBULES ROUGES

On prend 6 tubes à essai que l'on numérote de 1 à 6. On emplit le premier, aux 3/4, d'eau distillée; dans les suivants, on verse, jusqu'à la même hauteur, des solutions de chlorure de sodium aux concentrations de 3 g/l (tube 2), 5 g/l (tube 3), 9 g/l (tube 4), 12 g/l (tube 5) et 15 g/l (tube 6). Pour faire les solutions, prendre du chlorure de sodium bien sec et chimiquement pur.

Dans chacun des tubes, on met 4 gouttes de sang de cheval défibriné (donc, non coagulable), et on agite légèrement pour bien mélanger. On laisse ensuite les tubes immobiles et on fait les observations suivantes 4 :

1^{re} observation

En quelques secondes, les tubes 1 et 2 deviennent transparents, tandis que les autres tubes restent troubles.

2^e observation

On prélève une goutte de liquide dans chacun des tubes, et on la regarde au microscope. Dans le liquide des tubes 1 et 2, on ne voit pas les globules ; dans celui des tubes 3 et 4, on voit des globules à contour circulaire ; dans le contenu des tubes 5 et 6, les globules ont un contour crénelé.

3^e observation

Au bout de deux heures, les tubes 1 et 2 n'ont pas changé d'aspect. Dans les 4 autres tubes, la partie supérieure du liquide (1/2 cm) est limpide : légèrement rose dans le tube 3, incolore dans les tubes 4, 5 et 6.

4^e observation

Au bout de 24 heures, les tubes 1 et 2 n'ont toujours pas changé d'aspect. Il y a un dépôt rouge surmonté d'un liquide légèrement rose dans le tube 3, d'un liquide incolore dans les tubes 4, 5 et 6. En examinant le dépôt rouge au microscope, on y reconnaît les hématies.

Expliquez les résultats des quatre observations ci-dessus.

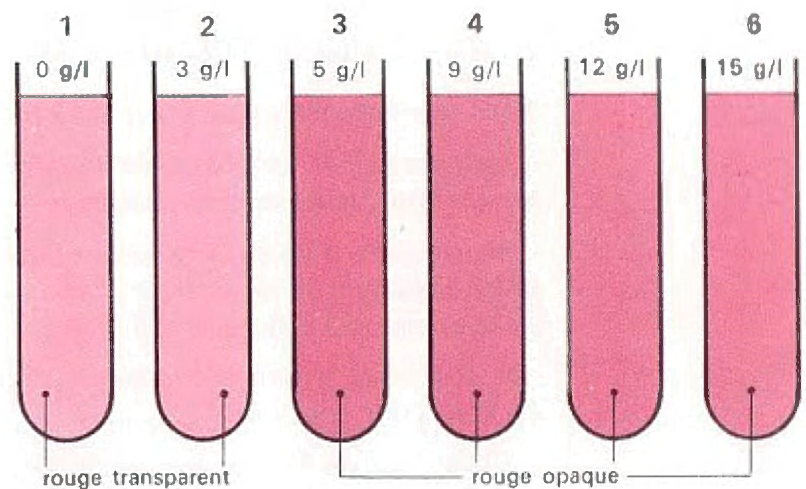
4 COLORATION DE CELLULES ÉPIDERMIQUES D'UNE ÉCAILLE DE BULBE D'OIGNON PAR LE ROUGE NEUTRE ET LE BLEU DE MÉTHYLENE

- Effectuez par parties égales un mélange de solutions très diluées de bleu de méthylène et de rouge neutre. Montez dans ce liquide, entre lame et lamelle, un fragment d'épiderme interne d'une écaille de bulbe d'Oignon.

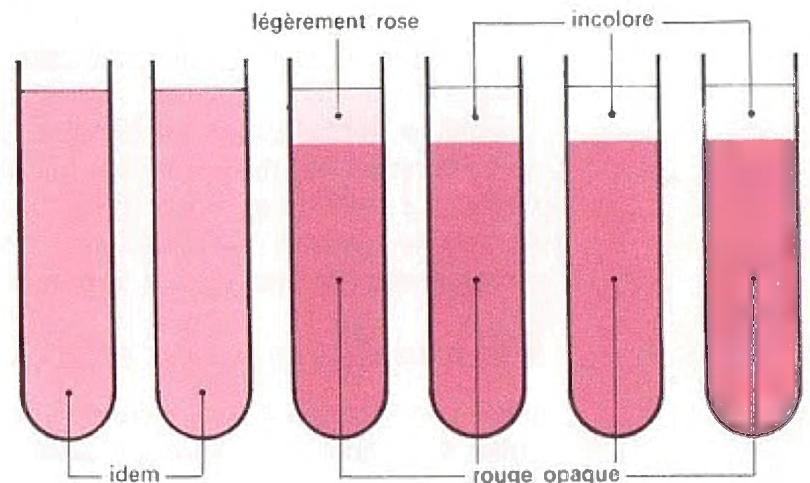
- Observez immédiatement au microscope. Seules les vacuoles doivent être colorées. S'il n'en est pas ainsi, les solutions étaient trop concentrées et ont tué les cellules. Il faut alors refaire la préparation avec des solutions plus diluées.

- Après réussite, poursuivez l'examen au microscope jusqu'à ce que vous observiez l'action nette du bleu de méthylène.

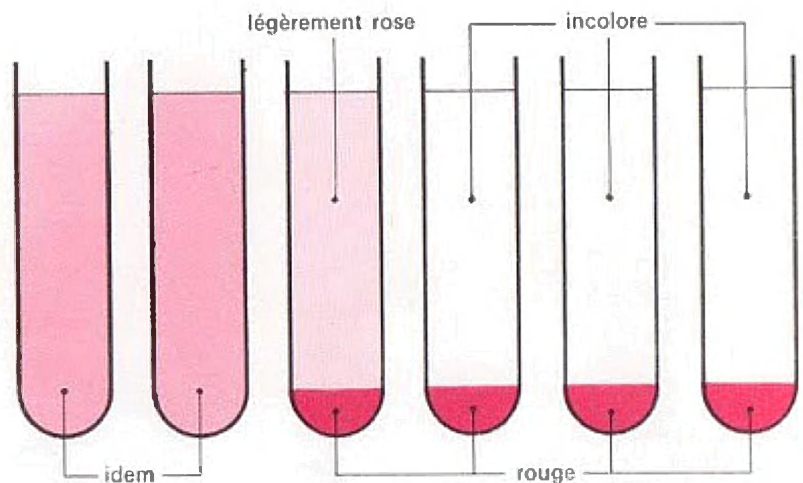
- Résumez vos observations et concluez.



4 A après quelques secondes



4 B après 2 heures



4 C après 24 heures

1 DÉPLACEMENT D'ÊTRES UNICELLAIRES

Nous pouvons distinguer des déplacements par :

- *mouvements de cils vibratiles relativement courts*, chez les Infusoires ou Ciliés par exemple, telles les Paramécies ;
- *mouvements d'un ou de plusieurs flagelles*, filaments plus longs que les cils **5**, associés parfois au *mouvement d'une membrane dite ondulante*, expansion latérale de la membrane cellulaire **5** ;
- *production de pseudopodes*, chez les Amibes par exemple **6**, les globules blancs du sang (voir cours de 3^e).

Chaque cil ou flagelle part d'un corpuscule intracytoplasmique **5** qui joue un rôle dans la production du mouvement. La figure **7** représente de tels corpuscules dans une Paramécie tuée, traitée par une solution de nitrate d'argent. Rappelons que cils, flagelles et corpuscules basaux ont une ultra-structure **8 A et B** semblable à celle des centrioles du centrosome (figure **25** page 141)¹. Le centrosome, nous le verrons, est un élément qui joue un rôle important dans les mouvements intra-cellulaires qui caractérisent la division de la plupart des cellules (page 177).

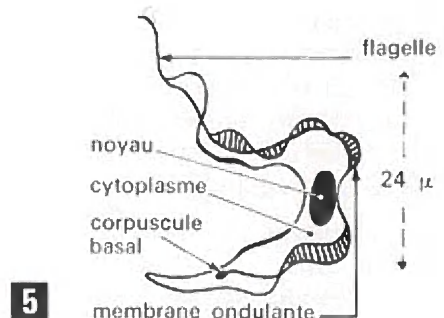
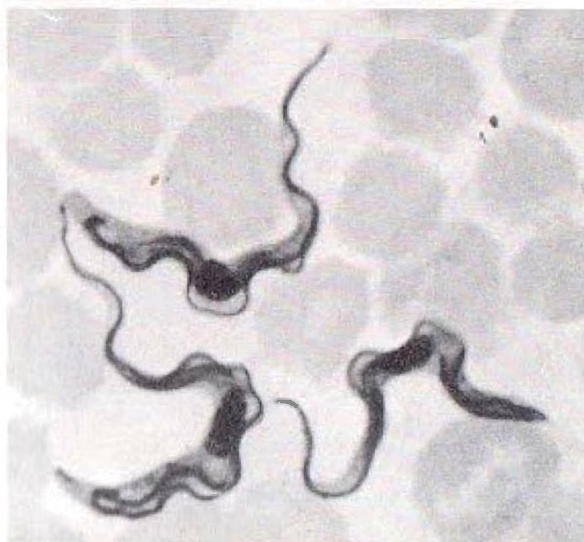
Dans les déplacements par pseudopodes, le cytoplasme s'allonge vers l'extérieur en formant un ou plusieurs lobes qui adhèrent au support sur lequel la cellule se trouve. Le reste de la cellule émigre vers ce point d'attache : elle s'est déplacée. Les prolongements cytoplasmiques qui assurent ses déplacements sont appelés pseudopodes (du grec *pseudo*, trompeur et *podos*, pied).

2 MOUVEMENTS INTRACELLULAIRES

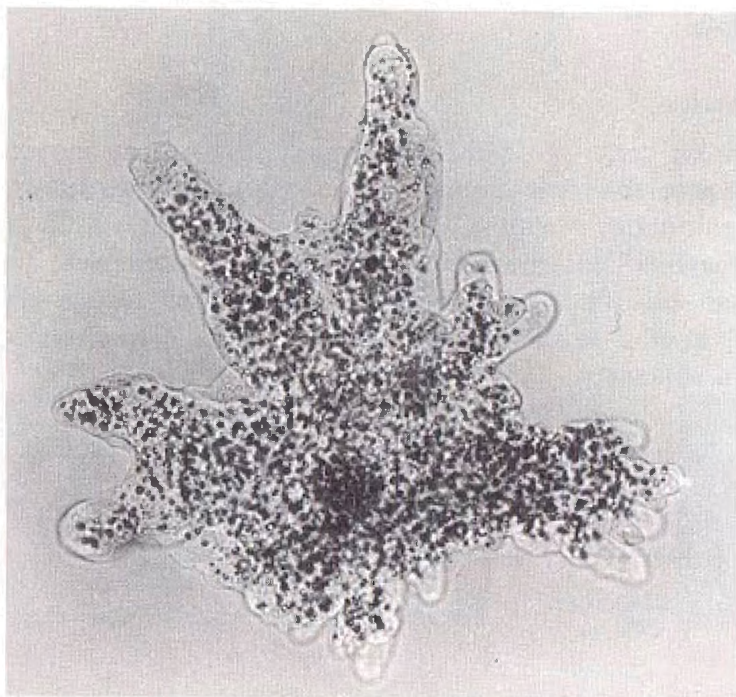
Vous avez reconnu de tels mouvements dans les cellules vivantes d'épiderme d'un bulbe d'Oignon, de feuilles d'Elodée, dans les Paramécies, éventuellement dans d'autres Protozoaires. Les mouvements amiboïdes en fournissent d'autres exemples.

Nous en trouverons d'autres avec l'étude de la division cellulaire (page 177).

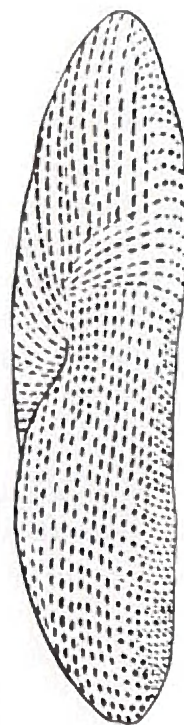
1. Corpuscule basal (**8 B**) et centriole (figure **25** page 141), dépourvus de tubules centraux, ont 9 triplets de tubules périphériques tandis que cils et flagelles présentent 2 tubules centraux et 9 doublets de tubules périphériques (**8 A**).



5 Trypanosome de la maladie du sommeil. (x 2200)

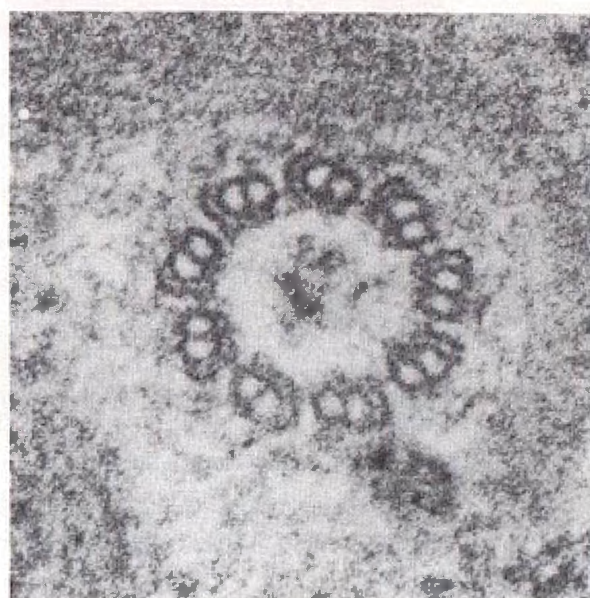
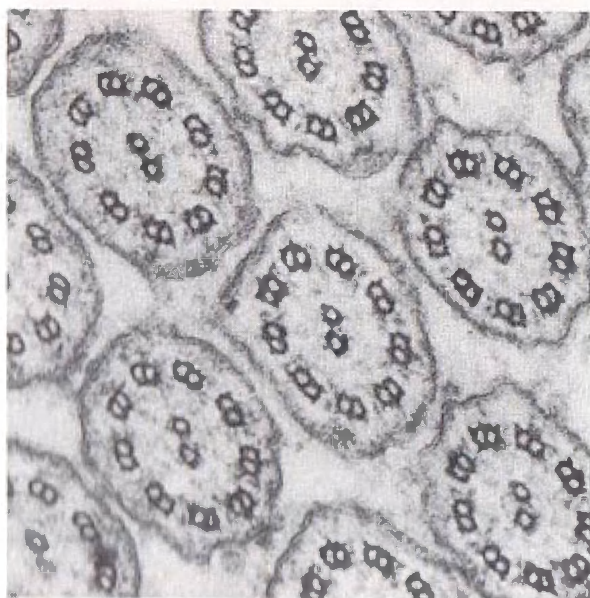


6



7

x 72 000 A **8** B x 150 000



1 L'OSMOSE

Les substances échangées entre la cellule et le milieu sont le plus souvent en solutions dans l'eau. Les échanges d'eau sont considérablement influencés par un phénomène physique, l'*osmose*.

● Mise en évidence du phénomène

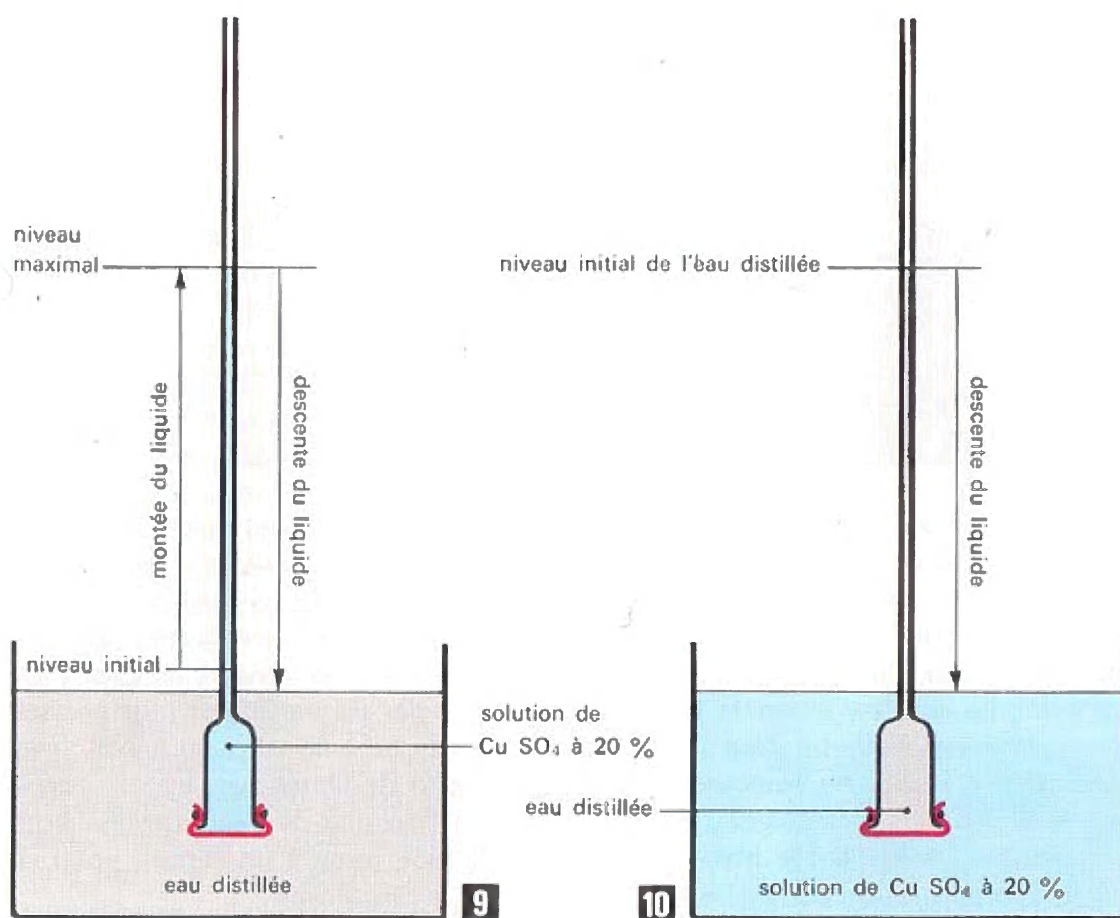
Prenons un tube à entonnoir en verre **9**. Nous fermons l'entonnoir au moyen d'une feuille de cellophane préalablement mouillée, solidement ligaturée autour du rebord. Versons dans l'entonnoir, renversé, une solution de CuSO_4 à 20 % (la solution est bleue), et plongeons l'entonnoir dans un cristalliseur contenant de l'eau distillée. Ils se produit bientôt des changements quant au niveau du liquide dans le tube (il s'élève) et à la couleur des deux liquides. Ces changements figurent sur le tableau suivant :

Durée de l'expérience	Dénivellation	Couleur du liquide dans le cristalliseur
0	1,5 cm	incolore
10 mn	2 cm	incolore
45 mn	2,5 cm	incolore
2 h 1/2	3 cm	très légèrement bleuté
4 h	6 cm	très légèrement bleuté
20 h	13 cm	bleu, beaucoup plus clair qu'à l'intérieur du tube
45 h	18 cm	bleu, un peu plus clair qu'à l'intérieur du tube
3 jours	20 cm	bleu, à peine plus clair qu'à l'intérieur du tube
4 jours	20,5 cm	bleu (même couleur qu'à l'intérieur du tube)
7 jours	20 cm	même couleur qu'à l'intérieur du tube
8 jours	18,5 cm	même couleur qu'à l'intérieur du tube
10 jours	10 cm	même couleur qu'à l'intérieur du tube
12 jours	0	même couleur qu'à l'intérieur du tube

En résumé, dès le début de l'expérience, de l'eau traverse la cellophane et passe du cristalliseur dans le tube à entonnoir, dans lequel le niveau monte ; l'eau semble attirée par la solution de sulfate de cuivre. Par la suite, on voit que le sulfate de cuivre traverse aussi la cellophane et se répartit uniformément de part et d'autre de la membrane (phénomène déjà étudié en 1^{re} D et page 120) ; l'égalisation des concentrations est suivie d'une égalisation des niveaux.

Si l'on inverse l'expérience **10**, en mettant l'eau distillée dans le tube à entonnoir et la solution de CuSO_4 dans le cristalliseur, on voit encore que l'eau pure semble attirée par la solution de CuSO_4 ; l'expérience se termine de la même façon que précédemment, par une égalisation des niveaux et des concentrations.

Ces expériences peuvent être faites avec d'autres solutions salines, ou de l'eau sucrée. Leur durée dépend de la solution utilisée. Dans tous les cas, il semble



d'abord se produire un appel d'eau pure vers la solution saline ou sucrée, comme si le corps dissous attirait l'eau à lui pour occuper un plus grand volume. *Cet appel d'eau est l'osmose*¹.

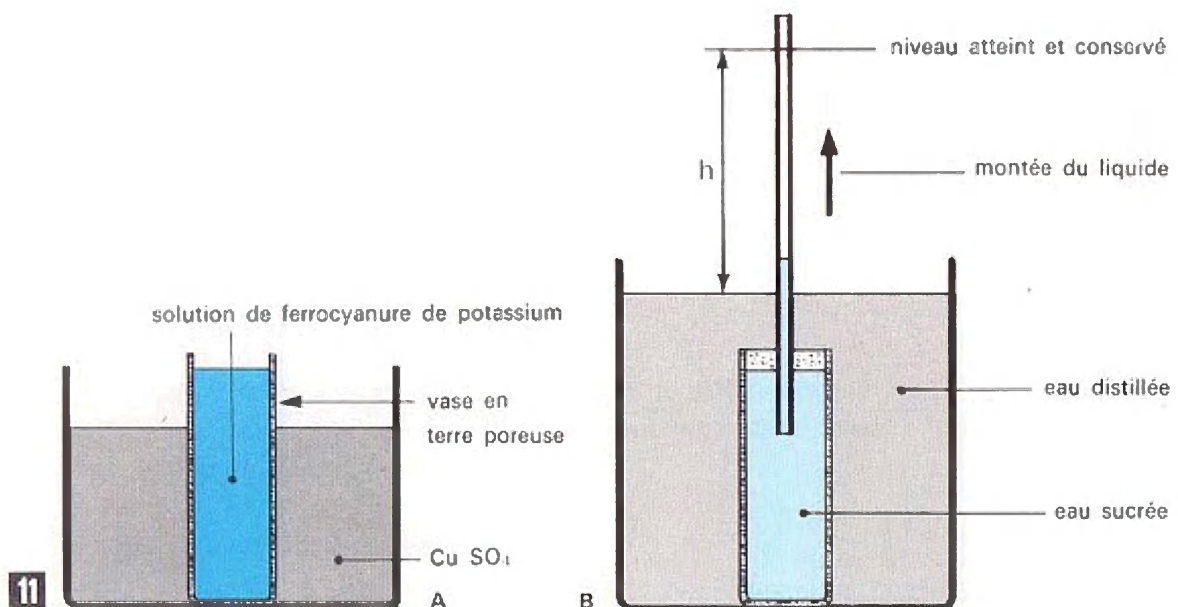
● Travaux de Dutrochet

L'osmose a été découverte, vers 1830, par le médecin et naturaliste français Dutrochet. L'appareil que nous avons décrit et utilisé est communément appelé *osmomètre de Dutrochet* ; en effet, à quelques détails près, il est semblable à celui qu'avait utilisé Dutrochet pour démontrer l'existence du phénomène d'osmose. Toutefois, Dutrochet employait des membranes perméables naturelles, animales (par exemple paroi de l'intestin, vessie de porc) ou végétales.

● Pression osmotique

Dans l'expérience faite avec l'osmomètre de Dutrochet **9**, une dénivellation s'établit entre les deux solutions. Cette dénivellation ne se maintient pas, parce que le CuSO_4 traverse la cellophane. On peut se demander ce qui se passerait avec une membrane laissant passer l'eau, mais non le corps dissous (membrane dite **hémiperméable**).

1. Le mot *osmose* est parfois employé pour désigner à la fois le passage de l'eau au travers de la membrane perméable et la diffusion, en sens inverse, des corps dissous.



L'équivalent d'une telle membrane peut être réalisé de la façon suivante : on emplit un flacon en porcelaine poreuse d'une solution de CuSO_4 et on plonge le flacon dans une solution de ferrocyanure de potassium **11 A** ; ces deux sels se rencontrent dans les pores de la porcelaine ; ils réagissent l'un sur l'autre, en donnant naissance à un précipité de ferrocyanure de cuivre, qui bouche les pores. Or ce précipité se laisse traverser par l'eau, mais non par les molécules plus grosses des substances dissoutes dans l'eau. En adaptant un tube de verre au flacon ainsi préparé, on réalise un osmomètre différent de celui de Dutrochet, appelé *osmomètre de Pfeiffer*. Mettons de l'eau sucrée dans le flacon et de l'eau distillée dans le cristallisoir **11 B** ; le niveau monte dans le tube jusqu'à un certain point et ne redescend pas. On ne trouve pas de sucre dans le cristallisoir.

Cette expérience montre qu'il règne en tout point de l'eau sucrée une pression supérieure à celle qui règne au même niveau dans l'eau pure ; la différence, mesurée par la dénivellation h , est appelée **pression osmotique** de l'eau sucrée.

La pression osmotique d'une solution est proportionnelle à la concentration en masse du corps dissous (C) et inversement proportionnelle à la masse moléculaire (M)¹ ; elle dépend de la température (t), selon la même loi que la pression d'un gaz. La pression osmotique d'une solution (p) peut donc être représentée par la formule

$$p = k \frac{C}{M} (1 + \alpha t).$$

Deux solutions ayant la même pression osmotique sont dites **isotoniques** ; lorsque deux solutions de pressions osmotiques différentes sont séparées par une membrane perméable à l'eau (cellophane par exemple), l'eau traverse la membrane en allant de la **solution hypotonique** (celle qui a la plus faible pression osmotique) vers la **solution hypertonique** (celle qui a la plus forte pression osmotique) ; c'est ce que nous ont montré les diverses expériences décrites ci-dessus. Si le corps dissous traverse aussi la membrane (ce qui est le cas, nous l'avons vu, avec l'osmomètre de Dutrochet), les concentrations s'égalisent ; par suite, il en va de même pour les pressions osmotiques et, dans l'osmomètre, la dénivellation disparaît.

1. La pression osmotique est donc proportionnelle à la concentration moléculaire. Ainsi, deux solutions équimoléculaires, à la même température, ont même pression osmotique ; tel est le cas pour une solution de glucose à 180 g par litre d'eau ($\text{C}_6 \text{H}_{12} \text{O}_6 = 180$) et une solution de saccharose à 342 g par litre d'eau ($\text{C}_{12} \text{H}_{22} \text{O}_{11} = 342$). De deux solutions à 10 % en masse, de même température, l'une de glucose, l'autre de saccharose, la première aura une pression osmotique presque double de l'autre !

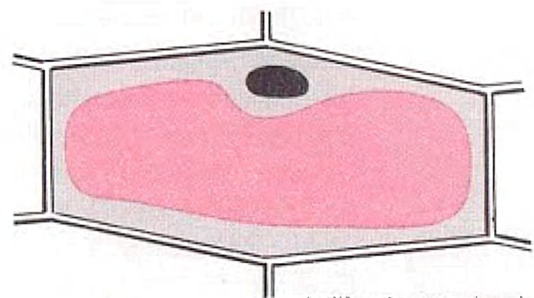
2 ÉCHANGES D'EAU ENTRE CELLULES ET MILIEU EXTÉRIEUR

• Cas de cellules végétales

- Une cellule d'épiderme d'Oignon (voir page 126) présente le même aspect si elle se trouve dans de l'eau ordinaire ou dans l'eau salée dont la concentration ne dépasse pas 9 g/l **12** (les vacuoles sont représentées colorées en rose.) Par contre placée dans de l'eau salée à 20 g/l, elle présente un aspect tout différent : la vacuole, toujours entourée par le cytoplasme, est beaucoup plus petite ; la membrane cytoplasmique s'est séparée de la membrane cellulosique, à laquelle elle peut rester rattachée en quelques points **13 B** et **C**. La vacuole a diminué de volume parce qu'elle a perdu de l'eau, l'eau salée à 20 g/l étant hypertonique par rapport au suc vacuolaire ; il s'agit ici d'un phénomène d'osmose. La cellule est dite **plasmolysée** ; la transformation qu'elle a subie s'appelle **plasmolyse**.

- La plasmolyse est plus ou moins marquée selon la concentration de l'eau salée utilisée ; avec une concentration un peu supérieure à 9 ‰ (par exemple 9,5 ‰), la vacuole ne perd que très peu d'eau, elle diminue très peu de volume et la membrane cytoplasmique ne se décolle que légèrement de la membrane cellulosique, habituellement dans les angles de la cellule **13 A**. Cette légère plasmolyse est appelée *plasmolyse commençante* ; elle montre que l'eau salée utilisée est légèrement hypertonique par rapport au suc vacuolaire, et elle permet, grâce à quelques essais avec des solutions de concentrations légèrement plus faibles, de déterminer la concentration d'eau salée isotonique du suc vacuolaire (habituellement comprise entre 8 et 9 g/l, pour les cellules d'épiderme d'Oignon).

- Dans une solution hypotonique par rapport au suc vacuolaire, la cellule tend à absorber de l'eau et à l'accumuler dans la vacuole ; la vacuole se gonfle, mais elle ne peut pas vraiment augmenter de volume, à cause de la membrane cellulosique qui entoure la cellule ; aussi exerce-t-elle une pression contre cette membrane cellulosique. Le phénomène qui se produit alors est appelé **turgescence**. La pression exercée par la cellule sur la membrane cellulosique s'appelle **pression de turgescence** ; elle est d'autant plus forte que la solution extérieure à la cellule est plus hypotonique par rapport au suc vacuolaire.



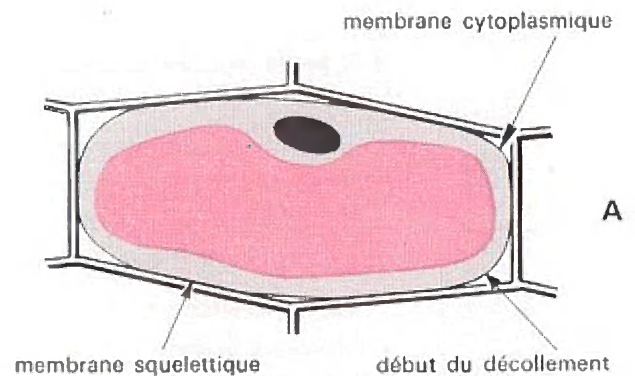
12

(milieu hypotonique)

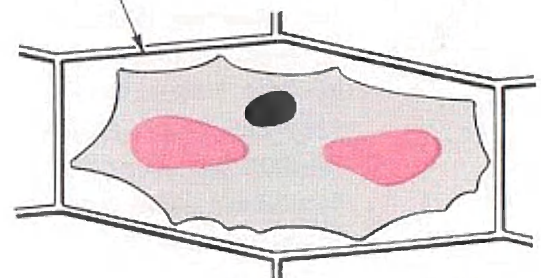
Turgescence

13

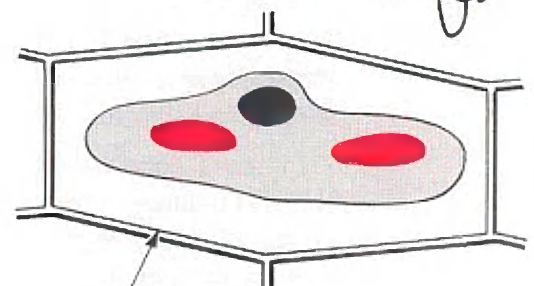
Schéma de la plasmolyse.



A



B



C

membrane squelettique

*cellules
Oignon*

- *Plasmolyse et turgescence sont des conséquences de l'osmose : dans les deux cas, l'eau va de la solution hypotonique vers la solution hypertonique, au travers du cytoplasme.* Bien entendu, les phénomènes sont les mêmes si l'on utilise d'autres solutions, par exemple eau sucrée ou solution d'autres sels minéraux.

Le cytoplasme semble ici ne se laisser traverser que par l'eau ; or, nous savons qu'une cellule absorbe aussi les substances dissoutes. Mais, le plus souvent, cette absorption est très lente (contrairement au cas des colorants vitaux) et prend environ une heure, ou beaucoup plus longtemps, alors que les échanges d'eau se font en quelques secondes. Nous avons déjà observé une différence entre la vitesse de passage de l'eau et la vitesse de passage des corps dissous, en étudiant l'osmose.

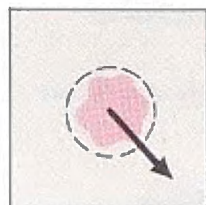
Plasmolyse et turgescence jouent un grand rôle dans la vie des végétaux. Lorsque les plantes ont suffisamment d'eau à leur disposition, elles en absorbent (par leurs racines) plus qu'elles n'en perdent (par transpiration au niveau des feuilles) ; leurs cellules sont alors turgescents, les feuilles sont étalées et le port des plantes montre qu'elles sont bien vivantes. Au contraire, lorsqu'une plante perd plus d'eau qu'elle n'en absorbe, ses cellules se plasmolisent, les feuilles se fanent.



A solution hypotonique



B solution isotonique



C solution hypertonique
14

● Cas de cellules animales

Les cellules animales peuvent aussi présenter des échanges d'eau avec le milieu extérieur, échanges commandés par les différences de pression osmotique. Cependant, n'ayant pas de membrane squelettique, elles ne peuvent devenir turgescents et ne supportent pas d'être placées dans une solution de faible pression osmotique.

Des globules rouges ne se déforment pas dans une solution de NaCl à 9 ‰ qui a la même pression osmotique que le plasma sanguin (on dit, pour cette raison, qu'elle est *isotonique* au plasma) : expérience page 148 et **14 B**. Au contraire, dans une solution hypotonique au plasma (eau salée de concentration inférieure à 9 ‰), les hématies absorbent de l'eau et se gonflent **14 A** ; si la concentration est très faible, la membrane de chaque globule laisse échapper l'hémoglobine ; celle-ci, libérée, se dissout dans l'eau, tandis que le cytoplasme se décolore. Ce phénomène est appelé *hémolyse* et le liquide obtenu est du *sang laqué* (figure 4, page 149). Pour des concentrations intermédiaires, l'hémolyse peut être partielle. Dans un liquide hypertonique (solution de NaCl à 15 g/l, par ex.), les hématies diminuent de volume **14 C**.

On appelle *sérum physiologique* une solution isotonique au plasma, qui peut être injectée dans l'appareil circulatoire sans inconvénient pour les globules (eau salée à 9 g/l, par exemple). Le liquide de Ringer (page 94) est un liquide physiologique très employé pour l'étude microscopique de cellules vivantes ; il en existe d'autres.

La part considérable de l'eau dans la constitution de tout organisme animal (1^{re} D) explique l'importance de l'osmose, comme dans un végétal. Si les liquides extra-cellulaires se concentrent, ils retirent de l'eau aux cellules qui se déshydratent. S'ils se diluent, les cellules se gonflent. Dans les deux cas, des troubles graves, voire mortels, peuvent apparaître, surtout au niveau des cellules nerveuses particulièrement sensibles. D'où l'importance des mécanismes régulateurs de la pression osmotique du sang (page 120).

3 ÉCHANGES DE GAZ

Nous avons rencontré de tels échanges en étudiant la fonction chlorophyllienne et la respiration. Les gaz sont échangés, dissous dans l'eau des membranes et du cytoplasme. Une membrane végétale devient totalement imperméable quand elle se dessèche ; la respiration cutanée de divers animaux (Vers de terre, Batraciens, etc.) s'arrête dans une atmosphère dépourvue de vapeur d'eau.

Le sens des échanges de gaz au travers de la membrane cellulaire dépend de la pression partielle du gaz considéré, dans la cellule d'une part, dans le milieu extérieur d'autre part : il y a passage du milieu où le gaz se trouve à la plus forte pression vers le milieu où il est à plus faible pression. Cela est net pour les échanges de gaz carbonique et d'oxygène des globules rouges avec le plasma sanguin, au niveau des poumons puis des divers tissus **15**.

4 ABSORPTION DE SELS ET AUTRES SUBSTANCES

La cellule absorbe, dans le milieu où elle vit, des sels minéraux et des substances organiques qui se trouvent en solution dans l'eau.

Ce phénomène est bien visible lorsque la substance absorbée est colorée, ce qui est le cas avec les colorants utilisés en cytologie.

On se rend compte de l'absorption de substances dissoutes par des algues, par des poils absorbants de racines, etc., en analysant à des moments successifs les solutions dans lesquelles vivent les végétaux en expérience. Les diminutions des teneurs des solutions en leurs différents composants sont les résultats d'absorptions de ces substances par les plantes.

Nous avons vu aussi qu'on peut suivre dans le végétal les atomes radioactifs absorbés à partir d'une solution nutritive de synthèse (1^{re} D, page 185).

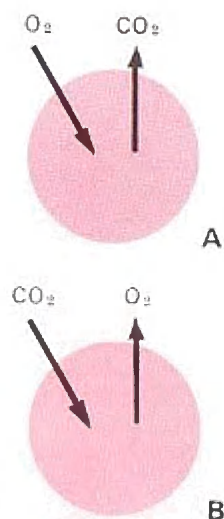
5 PERMÉABILITÉ SÉLECTIVE

En fait, les cellules vivantes n'absorbent pas indifféremment les substances dissoutes dans l'eau : elles sont perméables aux unes, imperméables aux autres (expérience page 149). Les éléments des solutions ne pénètrent pas en mêmes proportions. Le cas est particulièrement frappant avec les poils absorbants des racines qui puisent les sels dissous dans l'eau du sol à des vitesses très variées. Si l'on cultive une plante verte en milieu synthétique, on constate que le milieu s'appauvrit très inégalement en différents ions : en général, les nitrates sont absorbés plus rapidement que les sulfates, le potassium plus rapidement que le sodium et le calcium. Les ions d'un même sel sont absorbés séparément ; ainsi, d'une solution de sulfate d'ammonium, la plante extrait plus rapidement l'ion NH_4 que l'ion SO_4 .

Il s'agit d'un fait d'ordre très général : toute cellule vivante paraît faire un choix dans les éléments qu'elle absorbe comme dans ceux qu'elle retient ou qu'elle rejette : elle présente une *perméabilité sélective*, variable d'ailleurs avec son état physiologique. Dans une cellule morte, la membrane est perméable comme une membrane inerte.

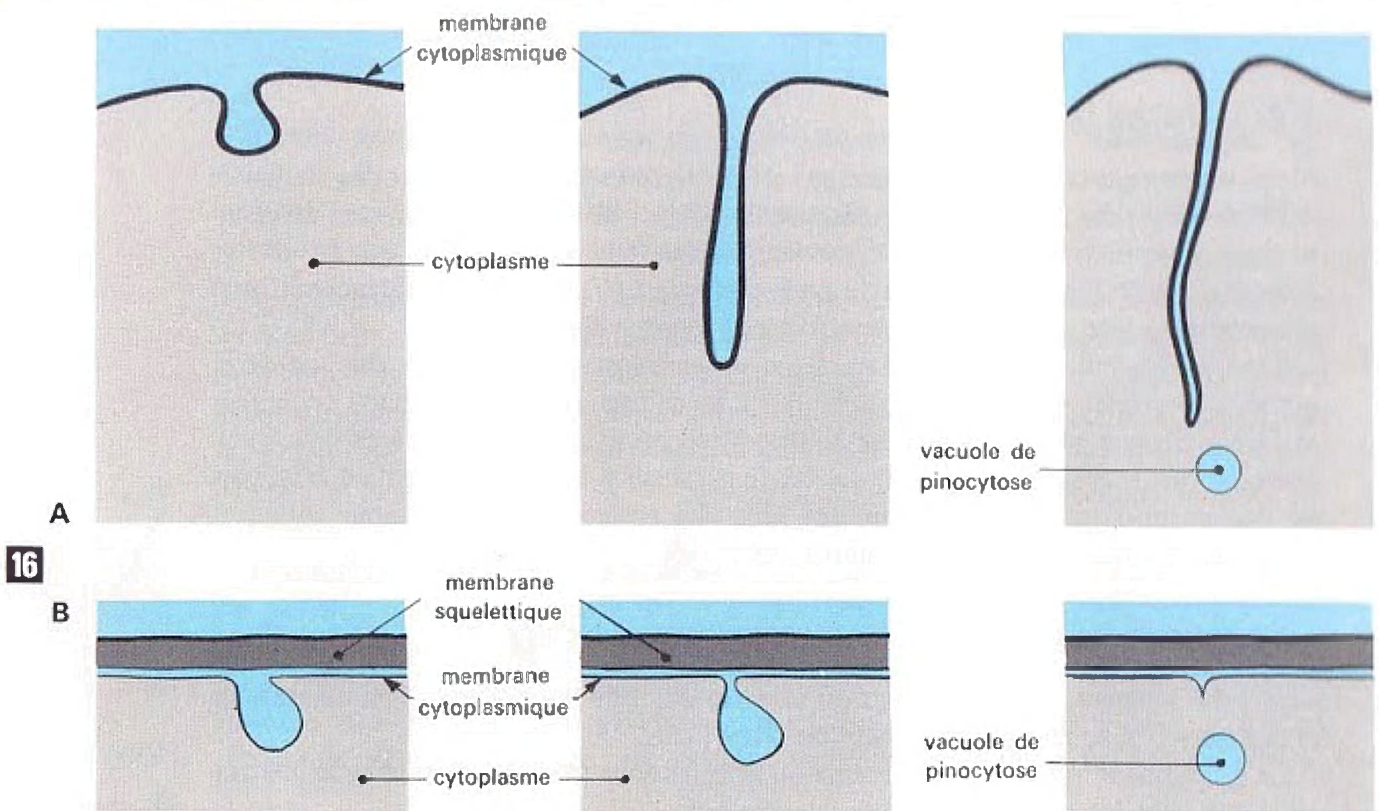
6 MÉCANISME DES ÉCHANGES CELLULAIRES

Le phénomène physique de l'osmose intervient sans nul doute dans les échanges d'eau. Il n'explique pas la perméabilité sélective des cellules ni de nombreux autres faits observés en physiologie animale et végétale.

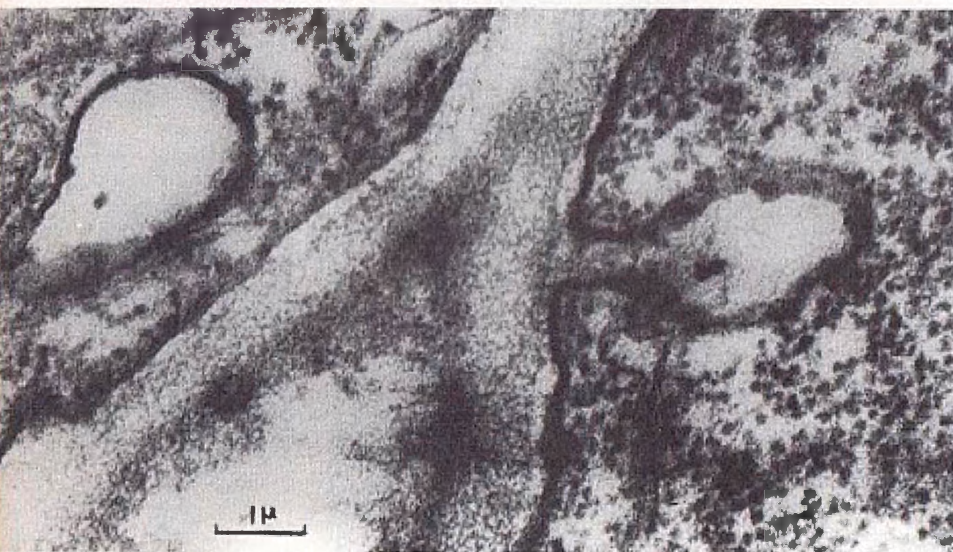


15

Echanges d'oxygène et de gaz carbonique entre les hématies et le plasma sanguin.
A. Échanges au niveau des poumons.
B. Échanges au niveau des tissus.

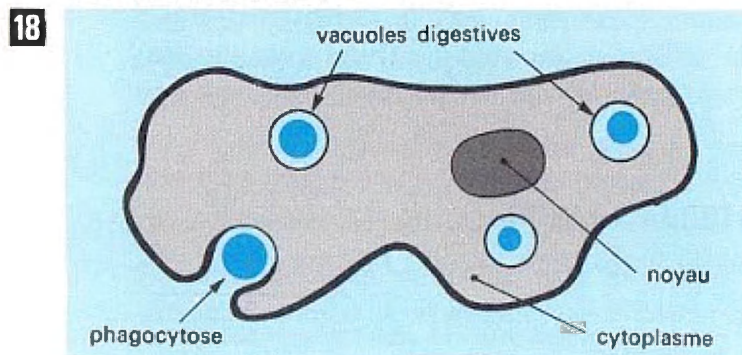


Pinocytose: A, dans une cellule animale; **B**, dans une cellule végétale. Les vacuoles de pinocytose ne sont visibles qu'au microscope électronique.



17 Pinocytose par des cellules végétales (au microscope électronique). A droite, début du phénomène; à gauche, la vacuole est formée. Comparez avec 16 B.

Phagocytose par une Amibe, qui présente déjà trois vacuoles digestives.



Le (ou les) mécanisme(s) de la perméabilité cellulaire reste(nt) encore mal connu(s). On invoque d'autres phénomènes physico-chimiques tels que la polarisation électrique de la membrane cellulaire, son activité chimique, l'adsorption, etc. Dans les cellules libres, la membrane joue un rôle actif par les modifications de sa surface (microvillosités, voiles et membranes ondulantes, pseudopodes, bordures en brosse, bordures vibratiles...).

Cette augmentation de surface est particulièrement nette chez l'Amibe et chez les Métazoaires, dans les leucocytes et certaines cellules conjonctives (qui capturent des Bactéries et des cellules mortes). Un plissement de la membrane limite une dépression qui, refermée par pincement, devient une vacuole. Celle-ci est entraînée avec son contenu dans l'intérieur de la cellule par les mouvements du cytoplasme. Si la vacuole est pleine seulement du liquide ambiant, on dit qu'il y a pinocytose (du grec *pinein*, boire) **16** A ; si elle renferme une particule solide,

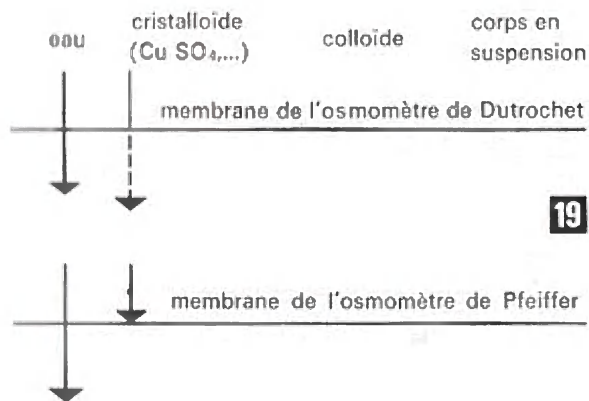
c'est la phagocytose (du grec *phago*, je mange) 18. On pense que seraient ainsi absorbés par pinocytose, le glucose par les cellules hépatiques, les gouttelettes de graisses par l'épithélium intestinal. La pinocytose serait également observable, au microscopie électronique, dans certaines cellules végétales 16 B et 17.

N'oublions pas enfin la possibilité d'échanges intercellulaires au niveau des plasmodesmes, avec intervention ou non du réticulum endoplasmique pouvant s'ouvrir éventuellement dans une cellule voisine (fig. 30, page 143). La connaissance d'ultrastructures cellulaires ouvre des perspectives nouvelles sur les échanges cellulaires.

Exercices complémentaires

Exercice n° 1

Vous avez vu que la membrane de l'osmomètre de Dutrochet était perméable à l'eau, et également — quoique plus difficilement — au sulfate de cuivre. Vous avez vu aussi que celle de l'osmomètre de Pfeiffer était seulement perméable à l'eau. La figure 19 est une représentation schématique de ces différences de perméabilité. La flèche relative à l'eau traverse les deux membranes; celle qui est relative au corps dissous est arrêtée dans le second cas au niveau de la mem-



brane, alors que dans le premier cas elle continue — mais en pointillé pour indiquer la lenteur du passage.

Complétez ce schéma de la façon suivante :

a. Sous les mots « colloïde » et « corps en suspension », tracez des flèches verticales atteignant les deux mêmes membranes et poursuivez-les ou arrêtez-les suivant qu'il vous semble que ces corps traversent ou ne traversent pas les membranes.

b. Tracez deux autres lignes horizontales, l'une représentant une membrane dialysante

(feuille de cellophane), l'autre une feuille de papier filtre, et tracez quatre flèches correspondant au passage de l'eau du cristalloïde, du colloïde et du corps en suspension. Comparez la perméabilité de ces quatre membranes.

Conclusions ?

Exercice n° 2

Préparez des solutions de NaCl aux concentrations de 6 g/l, 7 g/l, 8 g/l, 9 g/l, 10 g/l, 11 g/l, 12 g/l.

Détachez un fragment d'épiderme d'un pétale de Tulipe rouge ou d'un pétale de Violette. Partagez-le en plusieurs morceaux, avec lesquels vous ferez des préparations microscopiques, en utilisant les solutions de NaCl préparées précédemment. Après quelques minutes, examinez successivement au microscope toutes les préparations. Les cellules ont-elles le même aspect sur toutes les préparations ? Si votre réponse est « non », dites à quoi vous attribuez les différences et expliquez comment elles se sont produites.

Dites, pour chacune des préparations, s'il y a des cellules qui présentent des différences entre elles. Si vous observez de telles différences, sur quelles préparations sont-elles le plus nombreuses ? Sur quelles préparations sont-elles tout à fait absentes ? Dites à quelle(s) cause(s) vous pensez pouvoir attribuer ces différences, et pour quelle(s) raison(s) elles sont absentes sur certaines préparations.

Quelle concentration doit avoir l'eau salée pour réaliser la même pression osmotique que le suc vacuolaire des cellules étudiées ci-dessus ? Sur quelles observations vous fondez-vous pour déterminer cette valeur ?

12. Réserves intracellulaires

Étude physico-chimique

✕ Vous savez (voir livre de Première) que certaines cellules végétales accumulent : de l'amidon (dans les tubercules de Pomme de terre, les racines de Salsifis, les fruits du Bananier, des graines nombreuses...), des sucres (dans la racine de Carotte et de Betterave sucrière, les écailles du bulbe de l'Oignon, dans beaucoup de fruits...), des lipides dans les graines et les fruits oléagineux (noix, graine de Ricin, olive...), des protides dans toutes les graines. Le plus souvent, ces substances inertes peuvent être qualifiées de réserves parce que, à un certain moment, elles sont transformées et disparaissent, utilisées pour la vie de la plante. C'est ainsi que l'amidon d'un tubercule de Pomme de terre sert à la croissance de nouvelles tiges et de nouvelles racines à partir des bourgeons de l'organe (« yeux » du tubercule). Les réserves d'une graine, au moment de la germination, permettent la croissance de l'embryon qui donne une nouvelle plante. Le sucre accumulé dans une racine de Betterave ou de Carotte est utilisé pour le développement d'une tige qui s'allonge, fleurit, fructifie et donne des graines.

✕ Les animaux accumulent aussi des réserves, surtout de graisses, dans le derme de la peau et tous les tissus conjonctifs (page 17), de glycogène dans le foie et les muscles.

Vous ferez quelques manipulations pour mettre en évidence quelques réserves intracellulaires. Vous trouverez dans la partie documentaire une *étude physico-chimique de la cellule*.

RECONNAISSANCE DE SUBSTANCES DE RÉSERVE DANS LES CELLULES VÉGÉTALES

1 AMIDON

Vous avez, en Première, coloré en bleu, avec de l'eau iodée, des grains d'amidon dans des cellules chlorophylliennes.

Trouvez une technique simple pour mettre en évidence des grains d'amidon : d'un tubercule de Pomme de terre ; d'une graine de Céréale (Blé, Orge, Maïs, Avoine...) ou d'une graine de Légumineuse (Haricot, Pois, Lentille...) ; d'une pulpe de Banane. Dessinez, à la même échelle, les divers amidons observés.

2 INULINE

L'inuline, polyholoside, existe à l'état colloïdal dans les vacuoles cellulaires de certaines plantes (Dahlia, Topinambour, Artichaut, Inula, etc.). On la fait apparaître en

déshydratant le suc vacuolaire avec de l'alcool fort (à 80 ou 90°). Vous utiliserez des fragments de tubercules de Dahlia (racines), conservés dans l'alcool.

Faire des coupes minces avec un rasoir *non mouillé avec de l'eau*. Monter des coupes :

- les unes dans de la glycérine pure (ou de l'alcool fort) ;
- les autres dans de l'eau.

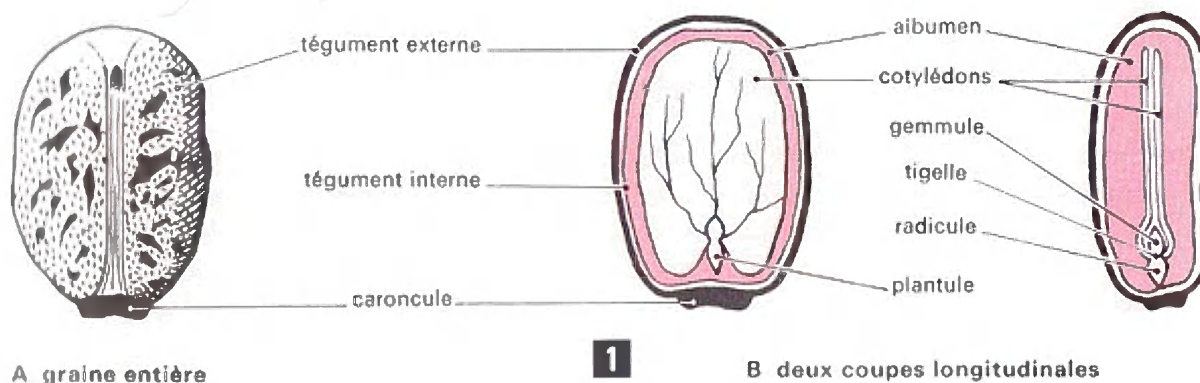
Observer ; comparer les résultats obtenus ; dessiner.

Pourquoi vous a-t-on demandé d'utiliser un rasoir non mouillé avec de l'eau ?

3 GLYCOGÈNE

Vous l'observerez dans des Levures de bière fraîches (champignons unicellulaires), préalablement introduites (10 minutes au moins avant l'observation) dans de l'eau additionnée de 10 % de glucose, maintenue tiède (18 à 20 °C).

de la cellule



A graine entière

B deux coupes longitudinales

Étudier au microscope :

- une goutte de culture de levures, sans autre préparation ;
- une goutte de culture additionnée d'une goutte d'eau iodée.

Comparer. Dessiner.

4 CELLULOSE

Vous observerez des réserves de cellulose dans une graine de Dattier, improprement appelée « noyau » de Datte. Faites, si vous le pouvez (car la graine est très dure), une coupe longitudinale de la graine, suivant le sillon qui la divise extérieurement en deux parties égales.

● Essayez de reconnaître le germe (très petit). Le tissu de réserve, très développé, d'aspect corné, occupe tout le reste de la graine à l'intérieur de l'enveloppe. Dessinez.

● Observez au microscope une coupe du commerce faite dans un tel tissu. Dessinez quelques cellules.

5 HUILE ET ALEURONE

Décortiquer deux graines de Ricin. Faire dans chacune d'elles une coupe longitudinale médiane, les deux coupes étant réalisées perpendiculairement l'une à l'autre par rapport à la morphologie générale des semences 1.

Reconnaître le germe et ses deux cotylédons (feuilles blanches et minces ne laissant qu'un espace étroit entre elles) et le tissu de réserve qui l'enveloppe.

● Écraser un fragment de ce tissu sur un papier. Examiner la tache produite.

● Faire des coupes minces dans le tissu. Monter des coupes :

- les unes, directement, dans de l'eau iodée ;
- les autres, dans de l'huile de Ricin ;
- d'autres encore, dans une solution de Soudan III.

Observez les trois catégories de coupes. Reconnaître : des grains d'aleurone et des enclaves huileuses (page 163).

RECONNAISSANCE DE SUBSTANCES DE RÉSERVE DANS DES CELLULES ANIMALES

Observer des coupes du commerce qui montrent :

- des cellules chargées de glycogène (figure 8 page 165) ;
- des cellules chargées de graisses (figure 9 page 165).

Essayer de savoir comment, lipides d'une part, glycogène d'autre part, ont été rendus visibles d'une manière nette.

1 PRODUITS ACCUMULÉS CHEZ LES VÉGÉTAUX

Pendant les périodes de nutrition intense, les plantes accumulent certaines substances. En général, ces produits, utilisés ultérieurement pour le développement des végétaux ou leur reproduction, représentent des *réserves*. Parfois (dans les fruits charnus par exemple), ces substances restent inutilisées ; on parle alors, simplement, de *produits d'accumulation*. Il n'est pas toujours facile d'affirmer que telle substance appartient à l'une ou l'autre de ces deux catégories de produits.

Les plantes accumulent : des substances minérales (eau et sels minéraux), des substances organiques (glucides, lipides, protides, etc.).

a. Eau

Les plantes grasses (Joubarbe, Cactus, Agave, etc.) résistent à la sécheresse grâce à d'importantes réserves d'eau accumulées dans leurs tissus (voir « Écologie »).

b. Glucides

Il s'agit de :

- sucres (glucose, lévulose, saccharose) dissous dans les sucs vacuolaires ;
- polyholosides, tels que l'amidon et ses isomères (inuline, glycogène, cellulose), tous de formule $(C_6 H_{10} O_5)_n$.

L'*amidon* **2** se forme dans les chloroplastes et les amyloplastes. Il apparaît sous forme de granules brillants qui grossissent peu à peu par apposition de couches nouvelles **3**. Ainsi se forment des grains, simples ou composés **2** et **3**, chaque granule initial constituant un hile. Le plaste persiste sous forme d'une pellicule extrêmement mince, décelable grâce à des techniques spéciales. Forme et dimensions des grains varient avec les plantes **2**¹.

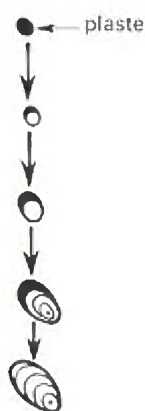
L'*inuline*, non colorable par l'iode, soluble dans l'eau, est dissoute, nous l'avons dit, dans les vacuoles cellulaires de certaines plantes. Insoluble dans l'alcool fort et la glycérine pure, elle précipite sous forme de sphéro-cristaux en aiguilles rayonnantes **4**.

Le *glycogène* se rencontre dans les champignons à l'état colloïdal dans les vacuoles et aussi à l'état diffus dans le cytoplasme. Il se colore en brun-acajou avec l'eau iodée.

La *cellulose*, constituant essentiel de la membrane squelettique de toute cellule végétale jeune, constitue, vous l'avez vu, une réserve dans la graine de Dattier. Le *Phytelephas* est encore appelé Palmier-éléphant parce que le tissu corné de ses graines **5** est utilisé sous le nom d'ivoire végétal ou corozo pour faire des boutons.

développement
du grain d'amidon
(simple)

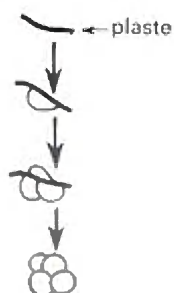
A chez le Haricot



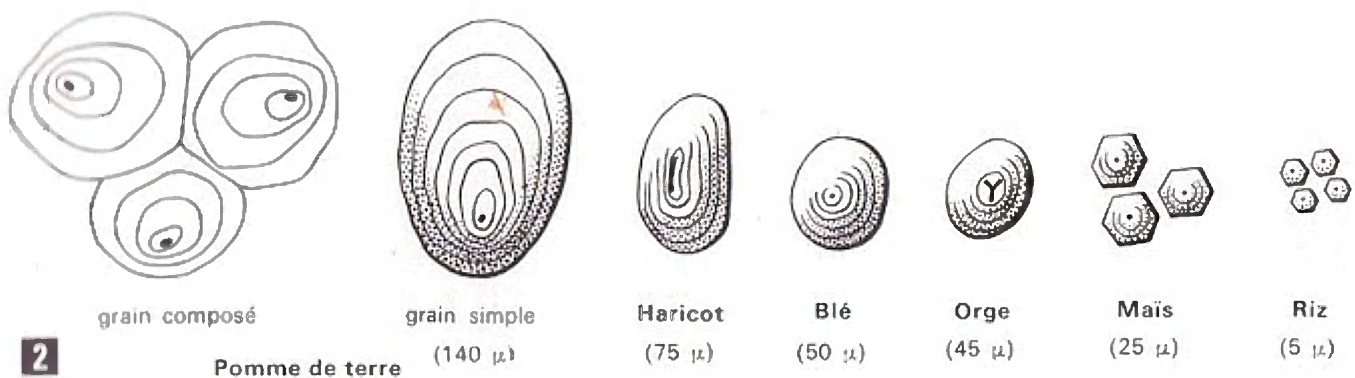
3

développement
du grain d'amidon
(composé)

B chez le Ricin

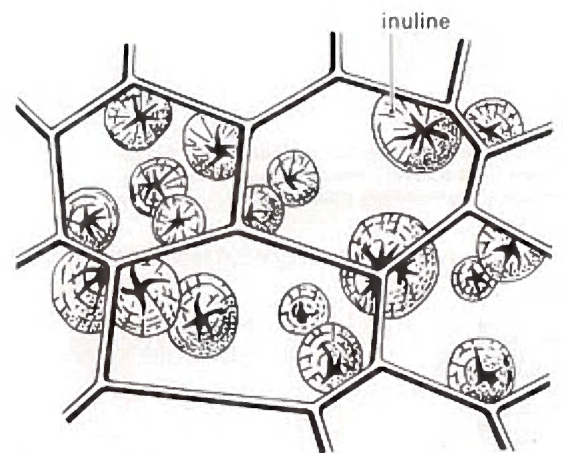


1. L'examen microscopique des farines permet de reconnaître leur origine.

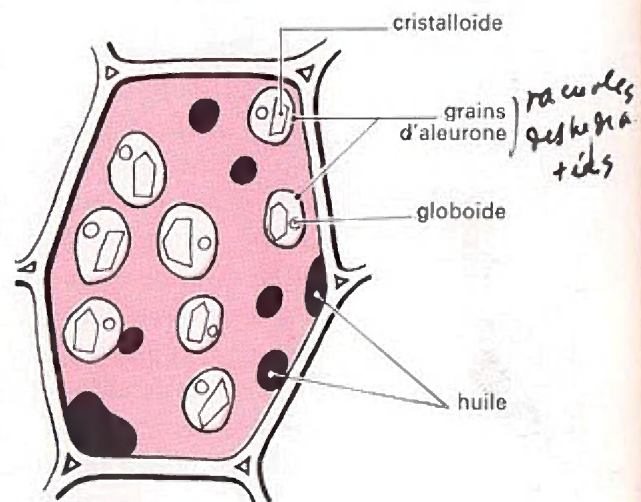
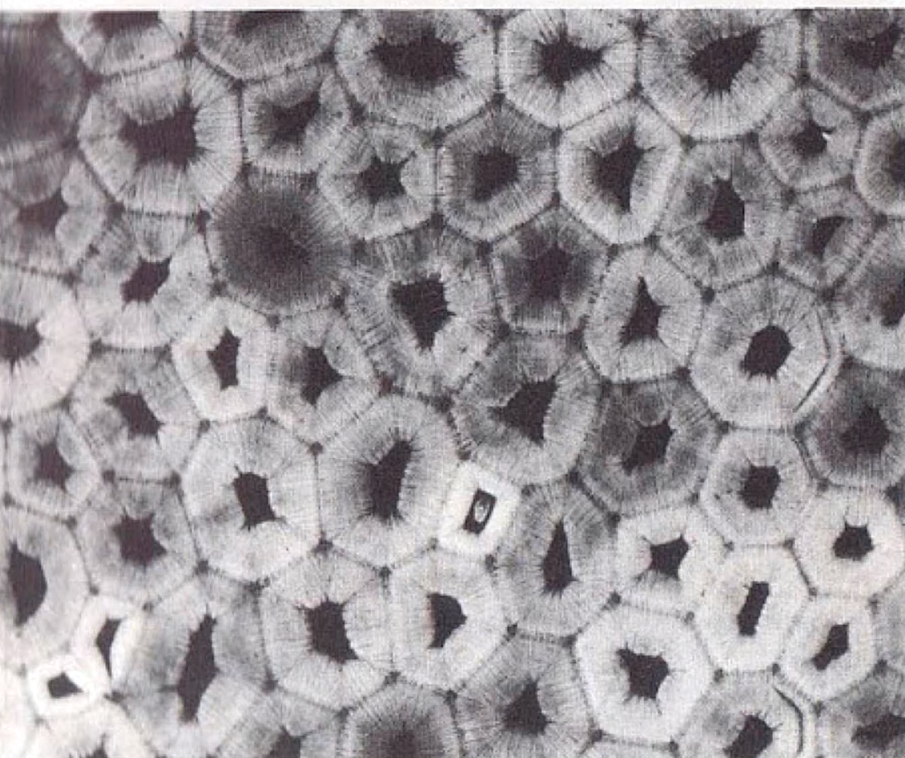


c. Lipides

Certains organes végétaux (graines et fruits oléagineux) renferment jusqu'à 50 et même 80 % de lipides. Ces substances se présentent dans le cytoplasme cellulaire sous forme de gouttelettes huileuses très réfringentes **6**, solubles dans l'éther, colorables en noir par l'acide osmique, en rouge par le Soudan III. Les lipides moins fusibles constituent des graisses végétales (ou beurres): dans la noix de Coco, les graines de Cacao et de Muscade, par exemple.



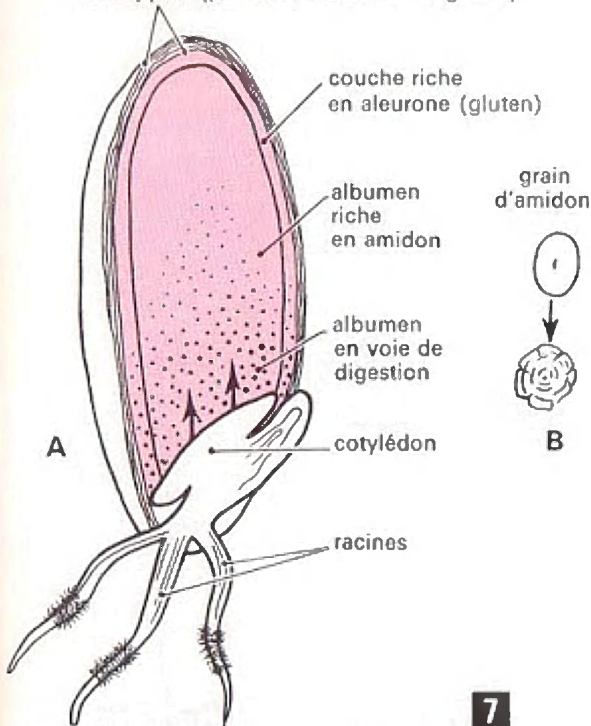
4 Inuline en sphérocristaux dans des cellules de Topinambour ayant subi l'action déshydratante de l'alcool.



6 Cellule dans l'albumen d'une graine de Ricin.

5 Coupe mince de corozo ou ivoire végétal, albumen corné de la graine d'un palmier le Phytelphas. Voyez bien l'épaisseur des membranes cellulaires cellulósiques. (x 150)

enveloppes (parois du fruit et de la graine)



7
Coupe d'un grain de Blé au début de sa germination. En B détails des cellules périphériques et grains d'amidon isolés (intacts et en voie de digestion).

d. Protides

Les réserves protidiques accompagnent dans toutes les graines l'amidon ou les lipides ou les deux à la fois. Elles constituent le *gluten* des céréales à la partie périphérique du grain **7**, la *légumine* des Légumineuses. Elles se présentent généralement sous forme de *grains d'aleurone* qui ne sont autre chose que des vacuoles déshydratées renfermant souvent deux sortes d'inclusions **6** : l'une sphérique, le *globoïde* formé de *phytine* (glycérophosphate de chaux et de magnésie), l'autre polyédrique, le *cristalloïde*, de nature protidique comme le reste du grain d'aleurone.

En raison de leur solubilité dans l'eau, ces éléments doivent être observés dans la glycérine ou dans l'huile. Avant maturation de la graine comme au début de la germination où les graines se réhydratent, l'aleurone est dissous dans le suc cellulaire.

On trouve également comme réserves protidiques des *acides aminés* : leucine, tyrosine (Pomme de terre), asparagine (Asperge).

2 PRODUITS ACCUMULÉS CHEZ LES ANIMAUX

L'animal, l'Homme en particulier, peut faire des réserves de glucides, de lipides, de protides, de substances minérales.

a. Glucides

Le *glycogène* est la seule forme d'accumulation des glucides par l'organisme animal.

Il s'amasse surtout dans les *muscles* et dans le *foie* **8**. Les premiers le forment à partir du glucose qu'ils reçoivent quand ils sont au repos ; ils l'utilisent lors de leurs contractions. Il s'agit donc d'une *réserve* locale, employée par le muscle lui-même.

Le foie emmagasine le glycogène au moment d'une digestion, quand le sang de la veine porte contient une bonne proportion de glucose. Il le restitue à l'organisme pendant le jeûne.

L'examen microscopique de cellules hépatiques prélevées au moment d'une digestion les montre bourrées d'enclaves de glycogène **8**. Une analyse chimique décèle leur richesse en cette même substance. On peut, à volonté, augmenter la teneur du foie en ce glucide (5 à 10 % du poids de l'organe) en fournissant à l'animal une alimentation riche en glucose.

Il est démontré que le foie peut faire des réserves de glycogène à partir des protides de l'alimentation et même des lipides.

Entre les repas, ou mieux, chez un animal qu'on fait jeûner, on constate que le sang des veines hépatiques contient toujours 1 ‰ de glucose. Le foie restitue du glucose aux dépens du glycogène qu'il avait accumulé.

b. Lipides

Les graisses s'accumulent dans le *tissu conjonctif* **9** : derme, séreuses, conjonctif des muscles, etc. Les *poumons* et le *foie* en retiennent au moment des digestions, mais d'une manière fugitive, les lipides y étant oxydés avec production importante de chaleur.

Les lipides de réserve proviennent en grande partie des lipides de l'alimentation, mais aussi du glucose (donné par les sucres et les féculents) et même des protides. Lorsqu'ils sont fournis par les premiers, ils présentent des caractères identiques aux leurs : même point de fusion, même coloration. Ils diffèrent en cela des lipides de constitution de la substance vivante.

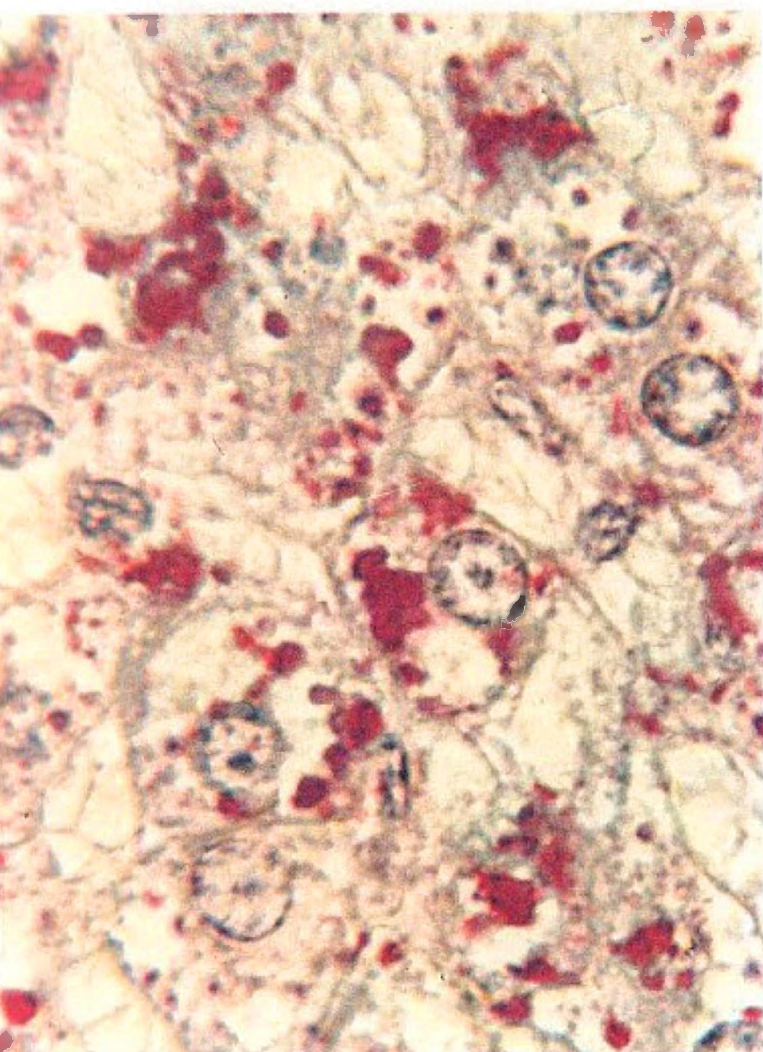
c. Protides

L'organisme animal ne fait jamais d'importantes réserves de protides. Cependant, *foie* et *reins* restituent des protéines pendant le jeûne. Ainsi, l'administration de caséine à un Rat, après une période de jeûne, provoque rapidement l'enrichissement du foie en ces éléments et, à un degré moindre, celui du rein. 20 % des protéines hépatiques disparaissent en quarante-huit heures d'inanition, tandis que les autres tissus ne perdent pas plus de 4 % des leurs.

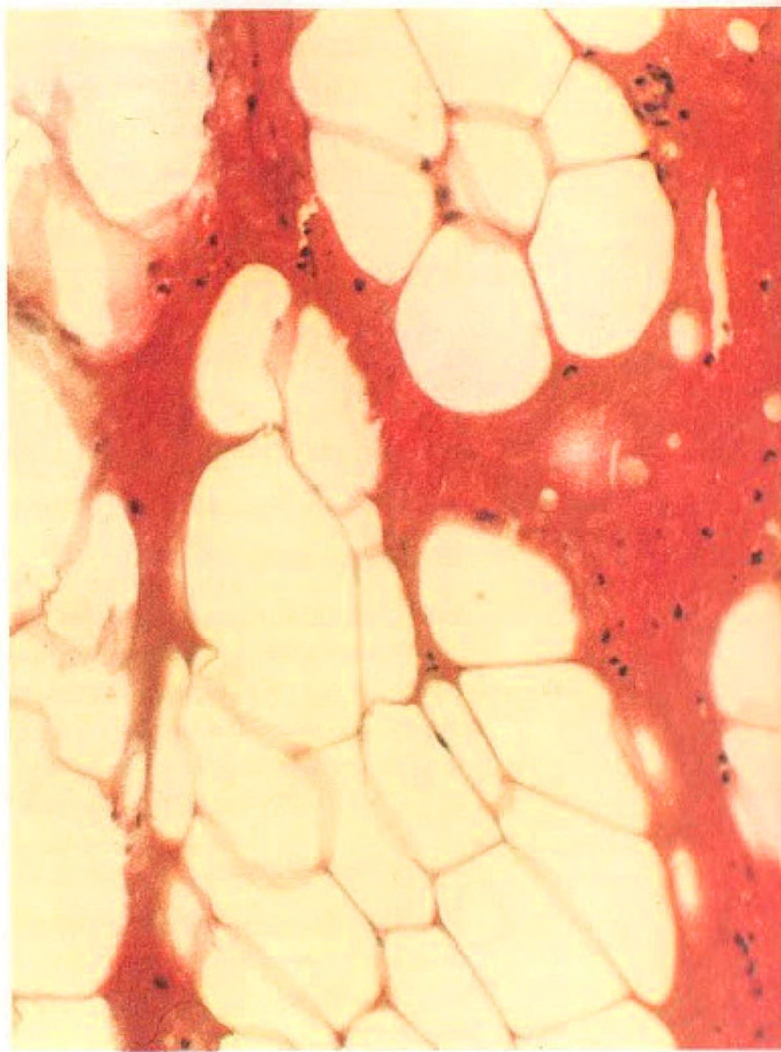
Le *thymus*, très développé chez les jeunes Mammifères, est riche en nucléoprotéines. Il les cède à l'organisme au fur et à mesure qu'il régresse pendant la croissance de l'individu. La glande n'existe plus chez l'adulte. Son ablation chez le jeune détermine un retard de croissance, les nucléoprotéines sont constitutives des noyaux des cellules (page 168).

Le glycogène apparaît artificiellement en taches brun rouge. (x 1200)

8



9 Chaque cellule adipeuse (jaune clair) se réduit presque à une énorme enclave de graisse. (x 800)



d. Substances minérales

L'embryon fait des réserves de *fer* dans le foie, qui s'épuisent peu à peu pendant le régime lacté du bébé. Il accumule aussi des *sels calcaires* utilisés chez l'enfant pour l'ossification et la formation des dents.

Chez l'adulte, le *fer* s'accumule dans le foie et la rate et dans des cellules de la moelle rouge des os ; il passe ensuite dans la constitution de l'hémoglobine. Vous savez que la thyroïde concentre et retient une proportion appréciable d'*iode* qui fait ensuite partie de la thyroxine (page 116).

3 UTILISATION DES RÉSERVES

Les réserves, végétales et animales, sont des produits inertes, momentanément immobilisés. La plupart ne peuvent être utilisés par la substance vivante qu'après transformations chimiques, parfois complexes, catalysées par des *enzymes*. En particulier, les grosses molécules de réserves organiques, polyholosides (amidon, glycogène, cellulose...), lipides et protides, subissent une véritable digestion intracellulaire sous l'influence d'enzymes nombreuses, appelées, d'une manière générale, amylases, glycogénases, cellulases, lipases, protéases.

C'est ainsi que l'on peut déceler, au microscope, la corrosion de grains d'amidon dans une graine en germination, un tubercule de pomme de terre qui « germe » : le polyholoside, hydrolysé, donne des sucres, solubles dans l'eau, produits circulants, utilisables par l'embryon de la graine ou par les bourgeons du tubercule. Sous l'influence d'une glycogénase, le glycogène accumulé par le foie d'un animal donne le glucose qui passe dans le sang et va nourrir l'organisme entier.

ÉTUDE PHYSICO-CHIMIQUE DE LA CELLULE

1 APERÇU SUR LES MÉTHODES D'ÉTUDE

Des techniques et des méthodes spéciales sont nécessaires pour se rendre compte de la composition chimique des différents constituants des cellules. Nous en citerons quelques-unes.

Usage des colorants

Les colorants agissent sur les constituants cellulaires par des réactions physico-chimiques plus ou moins bien connues. Certains indiquent la nature chimique des éléments qu'ils colorent. Parmi les plus simples, le lugol (eau iodée) colore, dans la cellule comme dans un tube à essai, l'amidon en bleu, le glycogène en brun acajou ; l'acide osmique colore les lipides en noir (page 136). Nous retrouverons (page 170 et 171) d'autres exemples de microchimie par usage de colorants.

Micro-incinération

En calcinant des coupes sur lame au four électrique (micro-incinération), les cendres dessinent une sorte de squelette qui donne une idée de la richesse de la cellule en matières minérales, de leur localisation, parfois de leur nature (calcique, magnésienne, ferrugineuse...).

Autoradiographie

Pour suivre le trajet et le devenir de telle substance chimique que la cellule utilise, on fournit à celle-ci cette substance préalablement marquée, en remplaçant un des atomes de la substance par un isotope radioactif (par exemple de l'hydrogène par du tritium ou hydrogène lourd radioactif : ^3H). Après absorption et utilisation de la substance par la cellule, on fixe celle-ci et on la met en contact avec une émulsion photographique qui sera impressionnée au niveau des endroits où se trouve la substance absorbée ou les molécules de synthèse qui l'ont incorporée.

Vous savez comment on peut suivre le ^{14}C dans les synthèses chlorophylliennes et comment la même méthode permet de savoir que l'oxygène libéré par les cellules chlorophylliennes provient de l'eau absorbée.

Ultracentrifugation. Fractionnement cellulaire

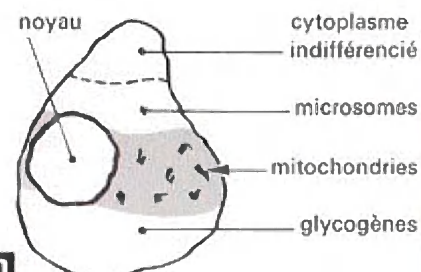
Il n'est pas possible de séparer par microdissection les constituants cellulaires pour les analyser chimiquement. Mais il est possible de les séparer, sur une population de cellules, par leur faible différence de densité, à condition d'employer une force centrifuge énorme. (Une ultracentrifugeuse tournant à 100 000 tours/minute crée une force égale à 20 000 fois la pesanteur et certaines centrifugeuses tournent aux vitesses extraordinaires de plusieurs centaines de milliers de tours par minute !)

Des cellules hépatiques, par exemple, soumises à cette centrifugation, rassemblent leurs inclusions de glycogène au pôle inférieur ainsi *alourdi* ; au dessus se trouvent le noyau, les mitochondries et les grains de sécrétion ; puis une couche que le microscope électronique révèle formée de petits grains ou microsomes (fragments d'ergastoplasme avec leurs ribosomes) ; enfin, le cytoplasme indifférencié ou hyaloplasme **10**.

Sur la cellule vivante, les déplacements ainsi provoqués ne semblent pas préjudiciables à la vitalité de la cellule qui reprend, après repos, sa physionomie et son comportement normal.

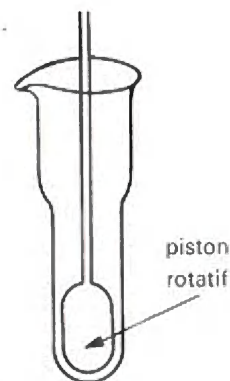
Une autre technique, fréquemment utilisée, consiste à broyer le tissu avec un pilon, un piston, des pales rotatives, dans un vase spécial **11**. Les membranes externes des cellules animales éclatent. (On ajoute un abrasif pour détruire les membranes squelettiques des cellules végétales.) On obtient un mélange homogène des débris cellulaires et des organites. Ce mélange est soumis à des ultracentrifugations successives, de vitesses croissantes, qui séparent, les uns après les autres, particules et molécules suivant leurs tailles et leurs densités. On obtiendra, à partir d'une purée de foie : d'abord l'isolement des noyaux cellulaires rassemblés au fond des tubes, puis, par une centrifugation plus rapide du mélange sur-nageant, la séparation des mitochondries, enfin par une troisième centrifugation plus rapide encore l'isolement des microsomes.

Remarque. Aucune des techniques qui viennent d'être signalées (il y en a d'autres que nous passons sous silence) ne peut se passer du microscope ou d'être au moins complétée par l'usage de cet instrument. Réciproquement, la microscopie ne prend toute sa valeur qu'avec l'appui de ces techniques. Bel exemple de solidarité entre moyens de travail différents ; elle fait de la cytologie une science de plus en plus précise et riche de résultats. Mais aussi, bel exemple d'une science qui prend tout son essor grâce aux progrès d'autres sciences (physique, chimie) et de la technique. Les cytologistes utilisent aujourd'hui, pour résoudre certains problèmes, des calculatrices électroniques.



10

Cellule hépatique centrifugée à 20 000 g (c'est-à-dire avec une force centrifuge équivalant à 20 000 fois l'accélération de la pesanteur).



11

Broyeur cellulaire. Le tissu frais est réduit en bouillie vers 0° C en liquide isotonique par rotation rapide du piston.

2 COMPOSITION CHIMIQUE DU PROTOPLASME

Le protoplasme, ou ensemble cytoplasme-noyau, est constitué :

- d'eau, en partie libre (solvant), en partie fixée aux molécules organiques (eau liée) ;
- de sels minéraux, en faibles proportions : chlorures, phosphates, sulfates de sodium, de calcium, magnésium ;
- de substances organiques : protides, lipides, glucides.

● L'importance de l'eau dans l'organisme est considérable. Notre corps, par exemple, renferme au moins 70 % d'eau en poids, dont 50 % est intra-cellulaire (20 % sont extra-cellulaires, dans les liquides interstitiels, le sang et la lymphe).

● Les **protides** constituent les énormes édifices moléculaires que vous avez étudiés en Première. Certains hétéroprotéides, comme les nucléoprotéines, peuvent atteindre une masse moléculaire de plusieurs millions.

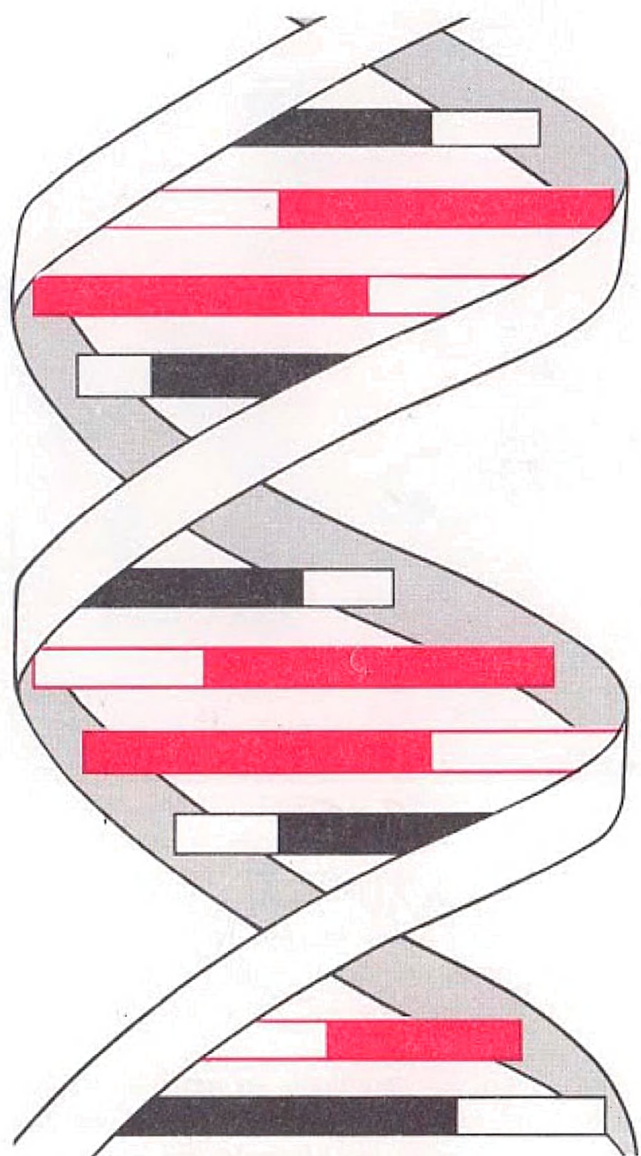
Les nucléoprotéines contiennent des acides, dits nucléiques, qui sont de deux sortes : les acides ribonucléiques (sigle ARN ou RNA), contenus surtout dans le cytoplasme et le nucléole ; les acides désoxyribonucléiques (ADN ou DNA), situés dans le noyau, essentiellement dans les chromosomes, mais aussi dans les mitochondries et les plastes.

Les molécules simples qui composent ces deux acides sont obtenues par hydrolyse. Le tableau suivant les répartit pour chacun d'eux :

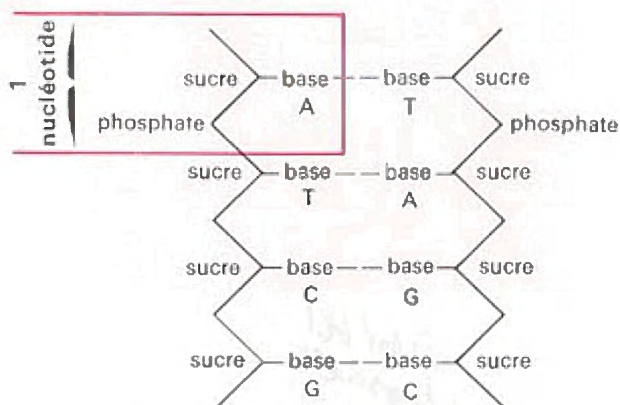
	ACIDE MINÉRAL	SUCRE EN C ₅ (PENTOSE)	BASES ORGANIQUES
ADN	acide phosphorique	désoxyribose	adénine, thymine cytosine, guanine
ARN	acide phosphorique	ribose	adénine, uracile cytosine, guanine

Les deux types d'acides nucléiques diffèrent donc par leur sucre et par une de leurs bases.

On peut isoler l'ADN de noyaux cellulaires par des techniques de fractionnement. Le prix Nobel 1962 de physiologie et médecine a été attribué aux physiciens Wilkins et Crick et au biologiste Watson qui ont déterminé la structure de ces acides. Une molécule d'ADN est constituée par un enchaînement linéaire de motifs appelés **nucléotides** 12. Un nucléotide comprend : un acide phosphorique, un sucre (désoxyribose), une base organique azotée (adénine, guanine, cytosine ou thymine). Ces chaînes sont couplées, associées par l'intermédiaire de leurs bases. La double chaîne a l'apparence d'un escalier en hélice aux barreaux régulièrement espacés formés par les bases 13. Chaque base est liée à une autre base déterminée, toujours la même, les deux sortes d'associations possibles étant *adénine-thymine* (AT) et *cytosine-guanine* (CG).



34 Å
(1 pas d'hélice)



Représentation toute schématisée d'une molécule d'ADN. Elle donne un exemple des deux liaisons possibles des bases AT et CG.

13 Disposition dans l'espace des deux chaînes complémentaires (hélice double) d'une molécule d'ADN.

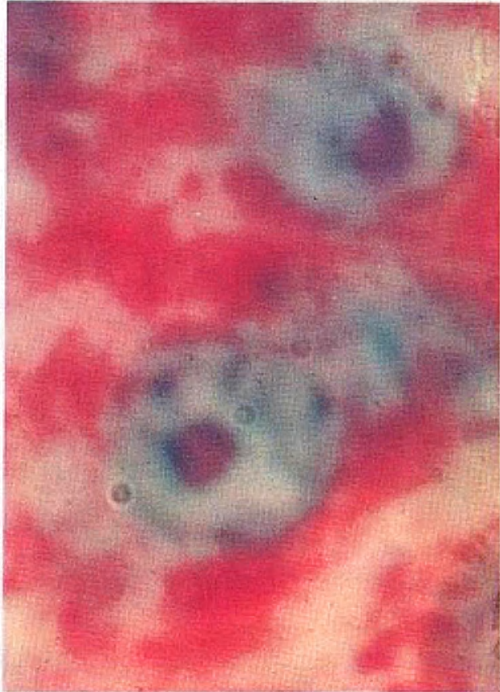
20 Å

	cytosine		thymine
	guanine		adénine

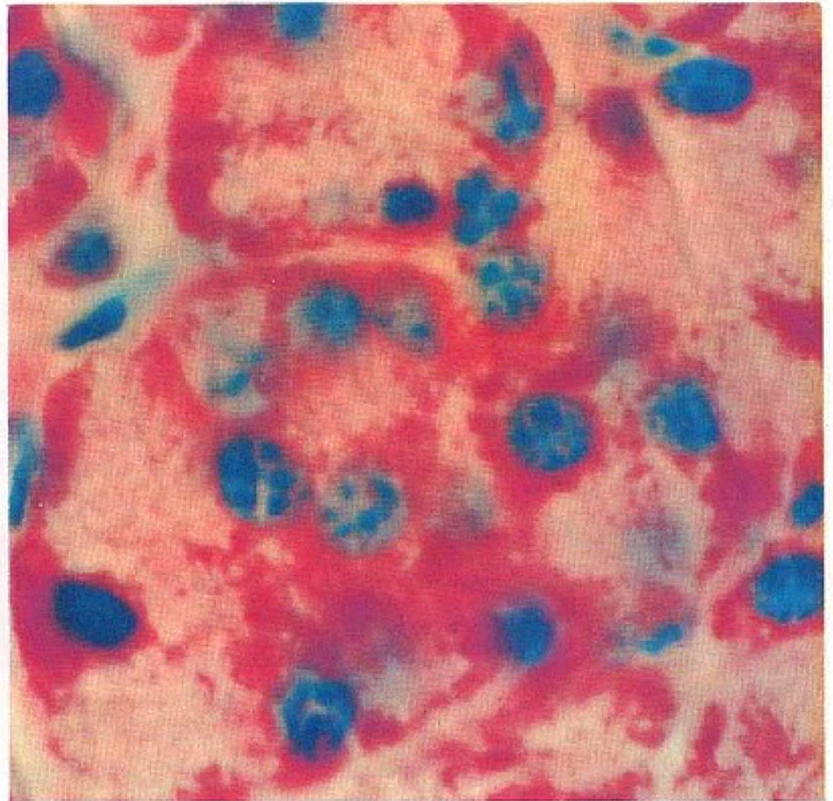
L'ADN de tel virus est constitué d'une seule molécule de 70μ de longueur et de masse moléculaire 130 millions. L'ADN de telle Bactérie a une masse moléculaire de 2 à 3 milliards ; l'unique molécule mesure 1 mm de longueur. Un noyau de cellule animale peut contenir 1 mètre d'ADN.

Une molécule d'acide ribonucléique (ARN) est composée, comme la molécule d'ADN, de nucléotides. Mais, dans chaque nucléotide, le sucre est le ribose et non le désoxyribose. De plus, la thymine de l'ADN est remplacée par une autre base, l'uracile. Les couples de bases liées sont adénine-uracile (AU) et cytosine-guanine (CG).

mole, d'ARN colorés en rouge
mole, d'ADN — . Plus vert



(x 2750) 15



14 (x 1000)

Feulgen

GLANDE
SALIVAIRE

Chaque ADN ou chaque ARN diffère d'un autre ADN ou ARN par la proportion dans laquelle y figurent les bases et par l'ordre suivant lequel elles sont rangées. Comme chaque acide nucléique renferme de 1 centaine à plusieurs dizaines de milliers de nucléotides, les nombres possibles d'ADN et d'ARN différents tendent vers l'infini¹.

Nous avons déjà dit (livre de Première) que les protéines, en général, du fait de leur énorme molécule, présentent une infinie variété. Il est vraisemblable que chaque type de cellule, dans chaque espèce animale ou végétale, est caractérisé par des édifices protidiques déterminés.

La localisation des acides nucléiques dans la cellule peut se faire par simple emploi de colorants appropriés.

L'ADN peut, par exemple, être décelé de la façon suivante². On fait agir sur les cellules ou tissus, préalablement hydrolysés par l'acide chlorhydrique, une solution de fuschine décolorée par l'acide sulfureux. La fuschine est recolorée sur les chromosomes qui prennent une teinte d'un beau rouge violacé tandis que le cytoplasme et le nucléole restent incolores 14.

C'est l'acide désoxyribonucléique des chromosomes qui est ainsi mis en évidence, l'acide ribonucléique du nucléole et du cytoplasme n'ayant pas les mêmes propriétés.

Cette technique de microchimie permet même de doser la quantité d'ADN

1. 100 nucléotides seulement permettent la formation théorique de 4^{100} ADN différents. Ce nombre est 1000 fois plus grand que le nombre d'atomes dans le système solaire.
2. Technique de Feulgen.

Technique de coloration

contenue dans un noyau. Une contre-épreuve consiste à soumettre les cellules à l'action d'une enzyme, la désoxyribonucléase, qui détruit l'ADN: on voit en clair, comme sur un négatif, les parties précédemment colorées en rouge.

Une autre technique consiste à faire agir la ribonucléase, enzyme qui détermine l'hydrolyse de l'ARN, puis un mélange de vert de méthyle et d'un colorant rose, la pyronine. Le vert de méthyle colore l'ADN. Si l'on utilise une désoxyribonucléase qui entraîne l'hydrolyse de l'ADN, puis le mélange des deux colorants, c'est la pyronine qui colore en rose les ARN.

Les photographies ci-contre représentent des cellules de Souris (dont on voit difficilement les limites) — foie 14 ; glandes salivaires 15 —, dans lesquelles les molécules d'ARN ont été colorées en rouge tandis que celles d'ADN l'ont été en bleu vert. Vous remarquerez ainsi la richesse des noyaux en ADN, la présence de l'ARN dans les nucléoles et dans les cytoplasmes.

● **Lipides et glucides** peuvent parfois se trouver à l'état libre dans la cellule (gouttelettes d'huile, grains d'amidon, par exemple). Le plus souvent, ces substances sont étroitement associées aux protides en complexes lipo-protéiques et lipo-gluco-protéiques.

3 COMPOSITION CHIMIQUE DE LA MEMBRANE SQUELETTIQUE DES CELLULES VÉGÉTALES

La membrane squelettique des cellules végétales jeunes est essentiellement composée de *cellulose*, glucide polymère du glucose, de formule $(C_6H_{10}O_5)_n$, de masse moléculaire voisine de 300 000. La moelle de sureau, le coton, aux cellules mortes et vides, sont constitués de cellulose presque pure. Pour l'étude microscopique des végétaux, les botanistes la colorent (en rose, par exemple, avec le carmin aluné ou le rouge Congo).

La *pectose* et les *composés pectiques*, constituants du ciment intercellulaire (figure 20, page 137), sont des glucides complexes qui peuvent être colorés par le rouge de ruthénium.

La membrane squelettique peut se modifier avec l'âge des cellules et s'imprégner de substances diverses (voir "Écologie") : cutine (dans la cuticule qui recouvre jeunes tiges, feuilles, fleurs, fruits), subérine (dans le liège), lignine (dans le bois), silice, calcaire.

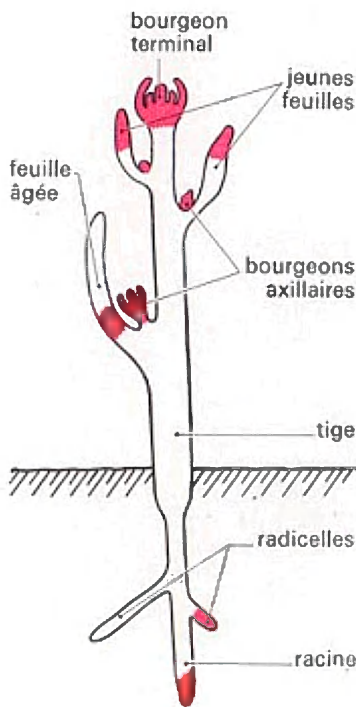
4 ÉTAT PHYSICO-CHIMIQUE DES CONSTITUANTS CELLULAIRES

Protides, complexes lipo-gluco-protéiques se trouvent dans la cellule à l'état *colloïdal*, sous forme de gels plus ou moins consistants et élastiques. Cette consistance varie beaucoup avec les espèces (cytoplasme très fluide des cellules végétales, où l'on observe la cyclose (page 128) d'une Amibe qui s'étale ; cytoplasme très visqueux d'une Paramécie, d'une cellule nerveuse) et, dans une même espèce cellulaire, avec l'état physiologique de celle-ci (une cellule musculaire qui se contracte passe brusquement d'un état fluide à un état très ferme). Dans une cellule donnée, il y a état colloïdal variable d'un point à un autre du cytoplasme ; cette *hétérogénéité colloïdale* est d'ailleurs une caractéristique de la matière vivante.

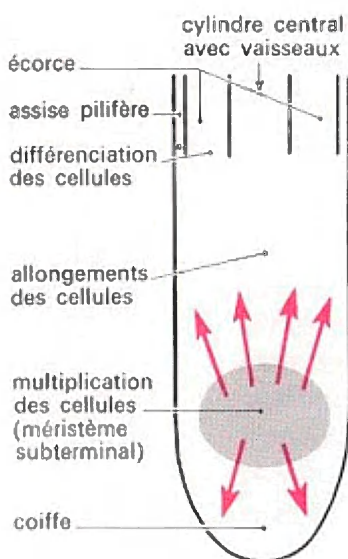
De nombreux facteurs agissent sur cet état. Par exemple, les sels de sodium abaissent viscosité et élasticité ; ceux de calcium les élèvent.

La coagulation du protoplasme (sous l'action de la chaleur, des acides, par exemple), phénomène irréversible (livre de Première), entraîne la mort de la cellule.

13. Division cellulaire



1 Emplacement des méristèmes (en rouge).



2 Les zones cellulaires à l'extrémité d'une racine.

Toute cellule provient de la division d'une cellule préexistante. Les milliards de cellules qui constituent le corps d'un gros animal (Baleine, Éléphant) proviennent d'une unique cellule microscopique, l'œuf, ayant subi un très grand nombre de divisions successives. Le présent chapitre traitera de la *division cellulaire*.

Il précisera aussi quelques autres aspects de la vie cellulaire et montrera quelque peu comment *cette vie est liée à l'organisation de la cellule*.

DIVISION CELLULAIRE

Seules se divisent les cellules jeunes, embryonnaires. Les cellules adultes ont d'autant plus perdu cette aptitude qu'elles sont plus spécialisées. Les cellules nerveuses, par exemple, peuvent se réparer, s'accroître, mais ne peuvent plus se multiplier.

Seuls subsistent, dans l'organisme adulte, des îlots embryonnaires chargés d'assurer le remplacement des cellules usées. C'est ainsi que, chez l'Homme et l'animal, des cellules de la moelle osseuse produisent des cellules sanguines (chez l'Homme adulte près d'un milliard de globules rouges sont détruits chaque minute, remplacés dans le même temps par le même nombre de cellules provenant de la moelle) ; à la base de l'épiderme de la peau, une couche de cellules jeunes prolifère pour remplacer les cellules superficielles qui se desquament. Chez les plantes, des cellules embryonnaires assurent la croissance des racines et des tiges, celle des feuilles, des fleurs, des fruits ; elles constituent des tissus appelés *méristèmes* **1**.

Il existe deux modes de division cellulaire : une **division directe**, une **division indirecte** ou **mitose**.

Dans le premier cas, le noyau, puis la cellule entière, s'allongent, s'étranglent progressivement dans la région médiane, les deux cellules-filles se séparent **2**. Cette division ne s'observe que dans quelques types de cellules.

La division indirecte, mode de division cellulaire quasi universel, est un phénomène complexe, qui met en évidence le rôle important du noyau. C'est au cours de cette division qu'il est particulièrement facile d'observer les chromosomes d'où le nom de **mitose** donné à cette division (de *mitos*, filament) et celui d'*amitose* (a privatif) donné, par opposition, à la division directe.

Structure et vie cellulaires

1 MITOSES DANS LES POINTES DE JEUNES RACINES D'AIL, D'OIGNON OU DE JACINTHE

● Choix du matériel

Dans la racine existe un méristème subterminal, c'est-à-dire situé près de l'extrémité, immédiatement en arrière de la coiffe **3**. Un matériel de choix pour l'étude des mitoses est la zone de multiplication des racines qui se développent sur un bulbe d'Oignon, d'Ail ou de Jacinthe, placé sur une carafe d'eau.

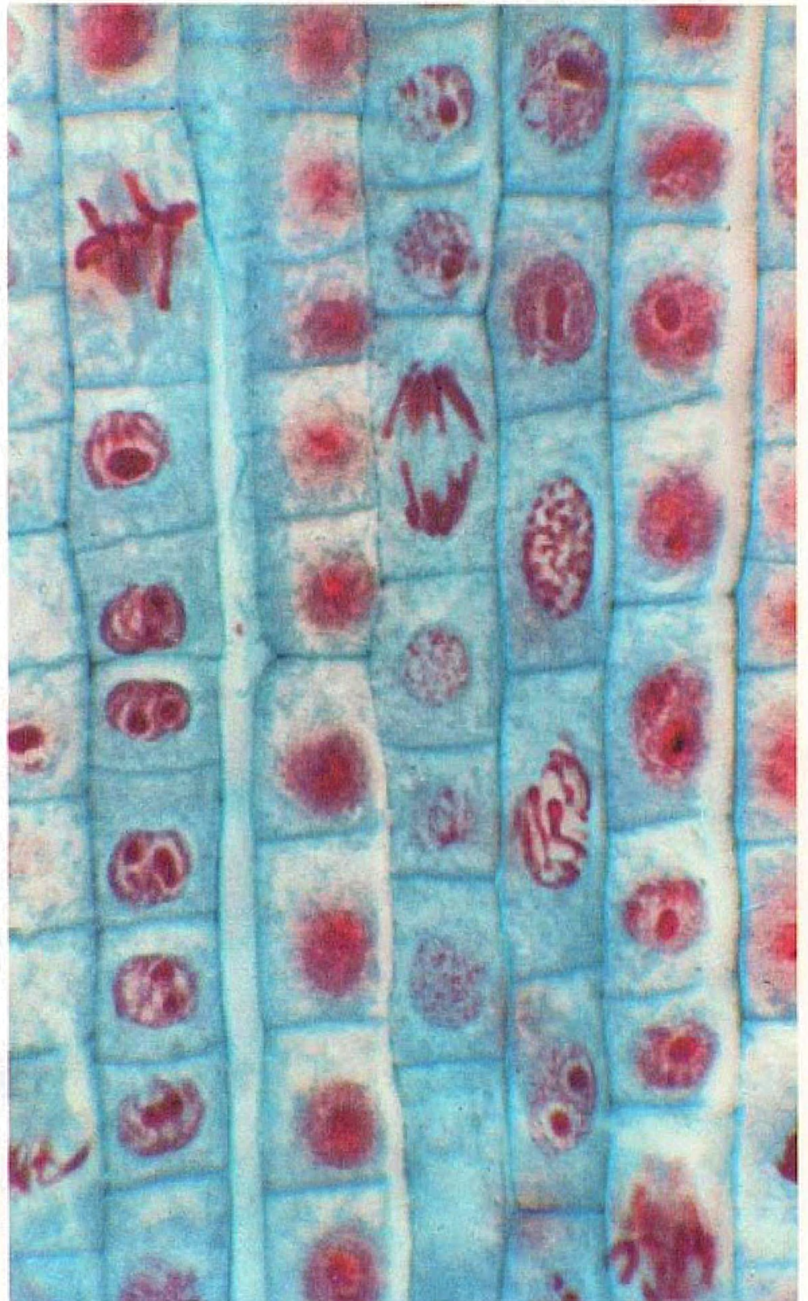
On prélève les jeunes racines, fortes, ne dépassant pas un ou deux centimètres de longueur. On peut alors procéder soit à des coupes longitudinales des racines, soit à des étalements de cellules sur une seule couche par écrasement des parties terminales. La première technique a l'avantage de conserver la structure de l'organe et de permettre l'observation des zones représentées par la figure **3**. Elle est complexe et demande du temps. Nous vous demanderons d'observer une coupe préparée à l'avance. Vous pourrez, par contre, pratiquer des étalements de cellules. A la rigueur, à défaut de matériel, vous ferez les exercices sur les photographies ci-jointes.

De toute façon, lisez attentivement les pages 177 à 179 afin de comprendre ce que vous allez voir et de pouvoir répondre aux questions qui vont vous être posées.

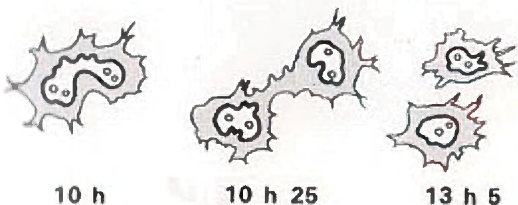
● Observation de coupes longitudinales fixées et colorées **4**

Repérez la pointe la plus riche en noyaux et en figures de mitoses.

- Schématisez l'ensemble de la racine choisie en indiquant toutes les régions reconnues.



4 Le méristème subterminal vu au microscope. (x 750)



2

Observation vitale sur un globule blanc de Batracien (Axolotl), par Ravier.

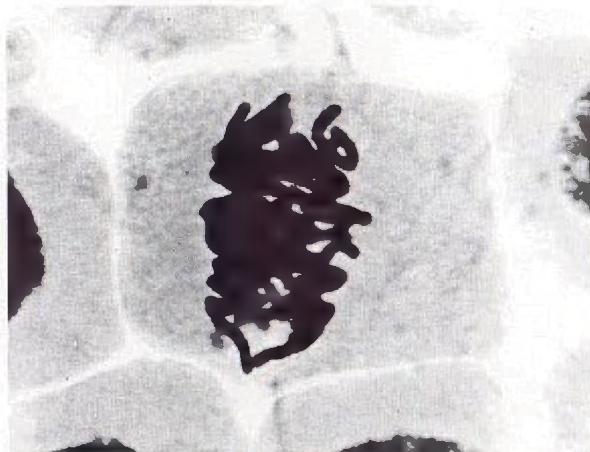
Repérez et dessinez un choix de cellules représentant les stades caractéristiques de la mitose.

Voyez-vous un centrosome formant aster aux extrémités du fuseau achromatique ? Sur les cellules « au repos », évaluez le rapport nucléoplasmique N/P. Comparez avec les cellules de la coiffe, celles de la couche bordante (à la périphérie de la racine), et celles observées en s'éloignant de l'extrémité de l'organe.

Les cellules voisines sont-elles au même stade de division ? Quelles sont les phases les plus nombreuses (prophase ? métaphase ?...) ? Pouvez-vous en déduire des différences de durée des diverses phases de la mitose ?

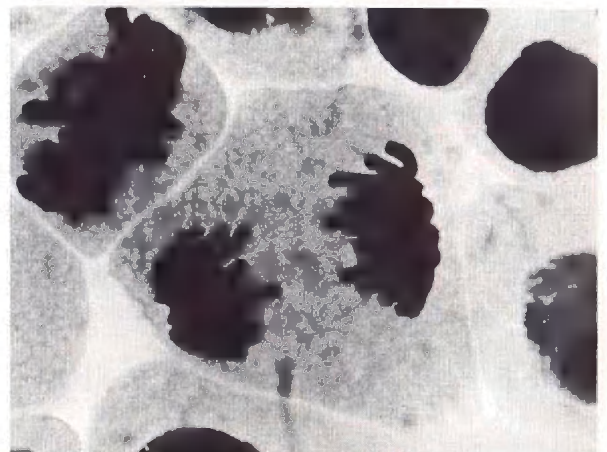
● Observation de cellules étalées par écrasement de racines fixées et colorées 5

Ce procédé de préparation permet d'avoir des cellules « entières » donc plus complètes que dans les coupes (qui sont par contre plus lisibles). Quelques étapes préparatoires doivent être néanmoins exécutées avant la séance de travaux pratiques pour laisser un temps suffisant à l'observation.



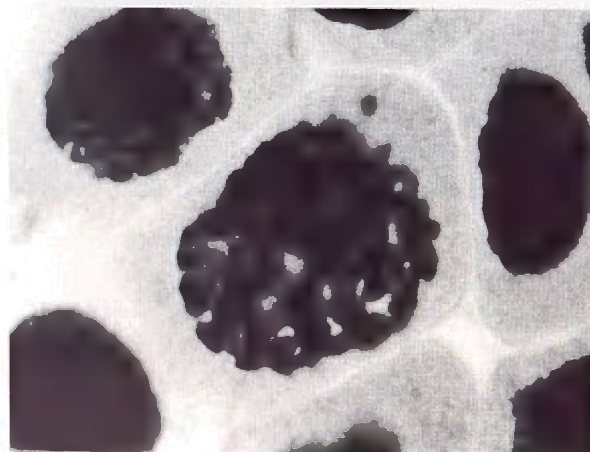
Debut Anaphase

A



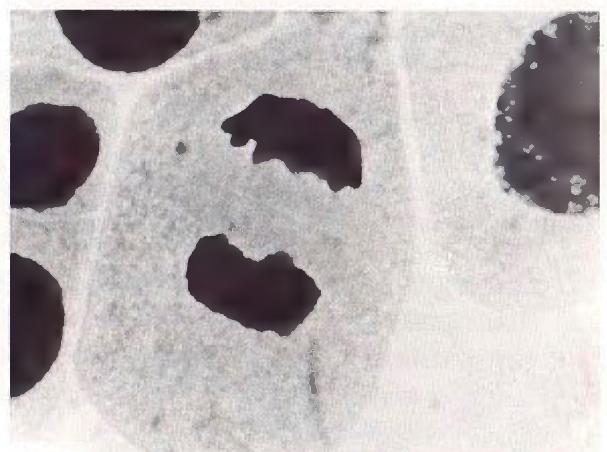
Fin anaphase

B



C

Prophase



D

Telophase

● **Fixation, coloration et étalement**
(en séance de T.P.)

Les extrémités de racines prélevées sur les bulbes sont d'abord plongées pendant une minute environ dans du carmin acétique ferrique¹ porté à l'ébullition. Dans une goutte de colorant frais déposée sur une lame, séparer ensuite les pointes (3 mm environ) du reste des racines ; les recouvrir d'une lamelle. Appuyer sur cette lamelle à l'aide d'un bouchon en ayant bien soin de faire porter la pression perpendiculairement à la lame. En effet, tout glissement de la lamelle compromettrait grandement la qualité de la préparation. Si la méthode est utilisée avec des racines de diamètre assez important, il faut, avant de recouvrir les pointes, les couper en petits morceaux.

Interprétation

Comme dans l'exercice précédent, recherchez les diverses phases de la mitose et dessinez-les. Recherchez une cellule montrant ses 16 chromosomes comme celle de la figure

5 E. Pourquoi peut-on compter ici tous les chromosomes alors que les coupes excellentes ne le permettent pas ?

A défaut de préparation véritable, observez les photographies de la figure **5** ; faites à partir d'une racine d'Oignon, elles sont disposées dans un ordre quelconque. Dites ce que chacune d'elles représente. Indiquez la succession chronologique des étapes ici photographiées.

1. Composition du carmin acétique = eau 55 ml, acide acétique 45 ml, carmin 0,5 g, traces de fer.



Prophase

E



Fin de prophase

5

F



Metaphase

G

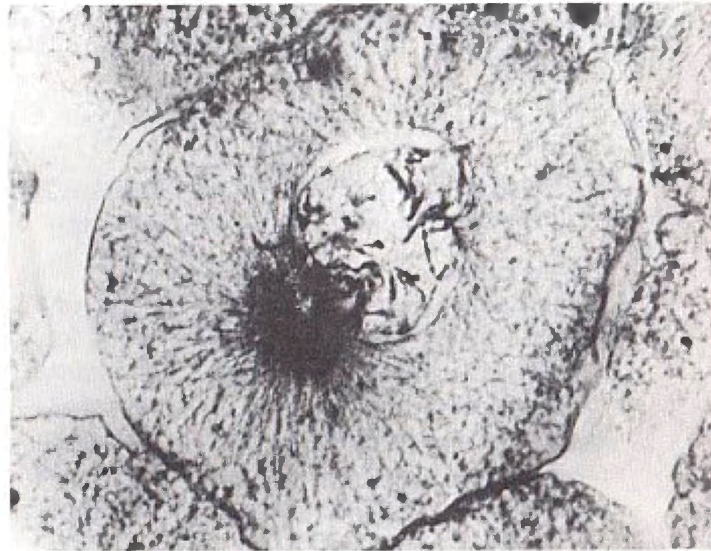


Anaphase

H

2 MITOSES DE CELLULES ANIMALES

Regardez la figure 6 . Elle donne des photographies de cellules d'un embryon de Poisson en développement. Que représente chacune d'elles ? Quels caractères de la mitose des cellules végétales précédemment étudiées retrouvez-vous ici ? Remarquez-vous une différence ? laquelle ? ($\times 1500$)

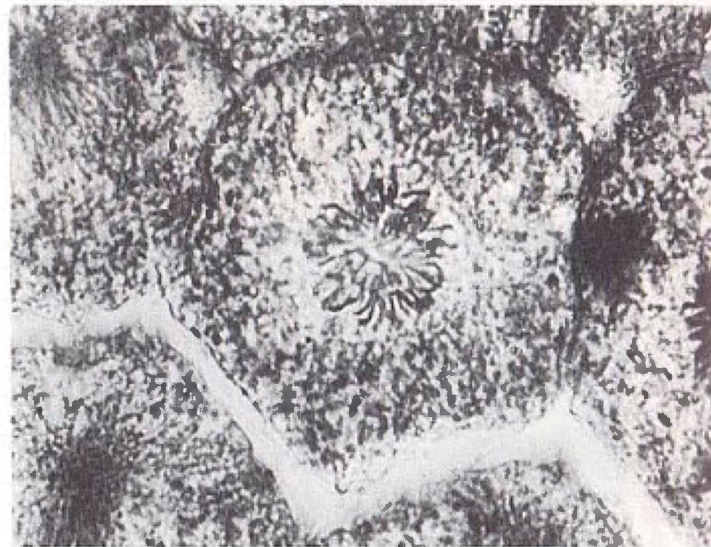


A

6



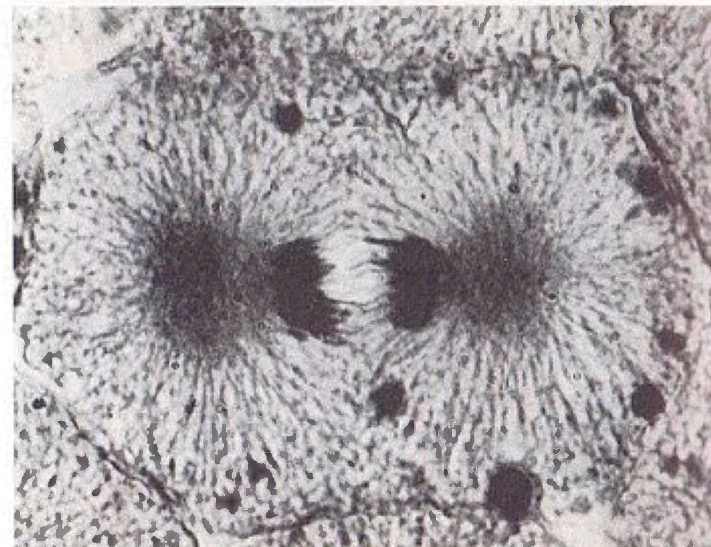
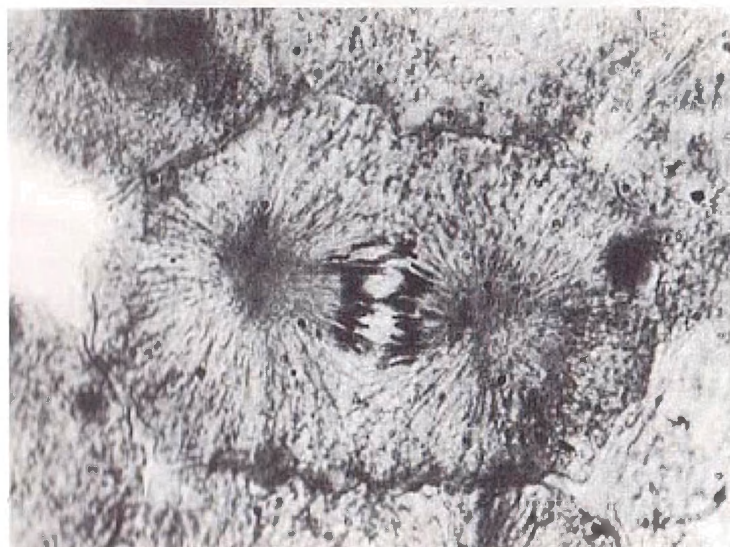
B



B'

D

C



1 MITOSE D'UNE CELLULE ANIMALE

Une mitose dure couramment de 1 à 3 heures. Les mouvements sont très lents. On peut filmer à la cadence de 1 image/seconde, par exemple. Une projection normale, à 24 images/seconde, donne un accéléré qui rend les mouvements très sensibles et permet d'avoir une vision d'ensemble sans fatigue (5 minutes de projection pour une mitose de deux heures), toujours émouvante, même pour les spectateurs les plus avertis.

La mitose se déroule d'une manière continue. Il est cependant classique, pour la commodité de la description, de distinguer quatre phases d'inégales durées.

Elle est caractérisée par la formation d'un *appareil mitotique* qui comprend notamment les chromosomes devenus apparents. Ceux-ci effectuent des mouvements assez complexes, d'où le nom de **caryocinèse** (de *karuon*, noyau et *kinésis*, mouvement) donné à la division du noyau.

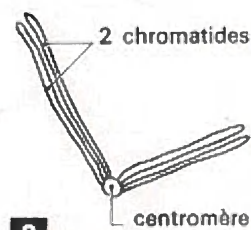
● **1^{re} phase** : phase préparatoire ou **prophase** (préfixe *pro*, en avant) 7, 1 à 3 (page 179).

Le noyau qui occupait déjà un volume important, comme dans la cellule jeune, se gonfle. Ses contours s'estompent progressivement tandis que les chromosomes deviennent de plus en plus visibles. On les distingue d'abord à la périphérie puis vers le centre du noyau. Chacun d'eux s'enroule en spirale sur lui-même, s'épaissit en même temps qu'il se raccourcit.

Puis le *nucléole* (ou les *nucléoles*) et la *membrane nucléaire* disparaissent. Cytoplasme et suc nucléaire se confondent alors.

En même temps, le centrosome, entouré d'une couronne de filaments radiaires ou **aster**, s'est dédoublé, ses deux moitiés se sont lentement éloignées l'une de l'autre pour occuper deux pôles opposés de la cellule. Le protoplasme qui les sépare s'organise en un **fuseau achromatique** (de *a*, privatif et *kroma*, couleur) ainsi appelé parce qu'il ne fixe pas les colorants 7. Il représente une partie gélifiée du protoplasme dans laquelle des veines liquides dessinent des stries méridiennes, d'un aster à l'autre. Chaque chromosome est constitué de deux moitiés longitudinales, les **chromatides**, soudées en un seul point, le **centromère**, 8 attaché à l'une des stries du fuseau (ou filaments fusoriaux). Le va-et-vient des chromosomes dure jusqu'à ce qu'ils soient tous fixés, 15 minutes environ. L'appareil mitotique comprend à ce moment: les asters, le fuseau achromatique, les chromosomes.

Cette longue phase préparatoire prend à elle seule la moitié du temps de la mitose (30 à 60 minutes par exemple).



8

Un chromosome
nettement
fissuré.

- **2^e phase : métaphase** ou « *plaque équatoriale* » (du gr. *méta*, succession, transformation) 7, 4.

C'est la phase la plus courte (durée 2 à 10 minutes par ex.). Les chromosomes, tous attachés au fuseau par leur centromère, s'immobilisent brusquement, les bras vers l'extérieur, dans le plan équatorial du fuseau. Ils forment la *plaque équatoriale*.

Cette disposition des chromosomes est particulièrement favorable pour observer leur fissuration 8 et les dénombrer. On remarque qu'ils sont presque toujours en nombre pair ($2n$), semblables deux par deux (n paires), en nombre généralement constant pour chaque espèce (46 chez l'Homme, 16 chez l'Oignon, la Jacinthe).

- **3^e phase : anaphase** (du gr. *ana*, en haut, ascension polaire) 7, 5.

Le clivage de chaque chromosome s'achève : ses deux moitiés longitudinales (chromatides), qui étaient encore accolées au niveau du centromère, se séparent pour « monter » (*ascension polaire*) chacune vers un pôle. Chaque chromatide est alors devenu un *chromosome-fils* qui se meut en restant adhérent à l'un des filaments fusoriaux lequel semble le guider à la façon d'un rail, la région du centromère fonctionnant comme l'élément moteur.

A chacun des pôles qui continuent à s'écarter, car la cellule s'allonge dans sa région médiane, aboutissent donc **$2n$ chromosomes-fils** qui se réunissent (ils commencent déjà à se fissurer en vue de la mitose suivante).

Cette phase est rapide (durée 5 à 20 minutes par ex.).

- **4^e phase : terminale ou télophase** (du gr. *telos*, fin, terminaison) 7, 6.

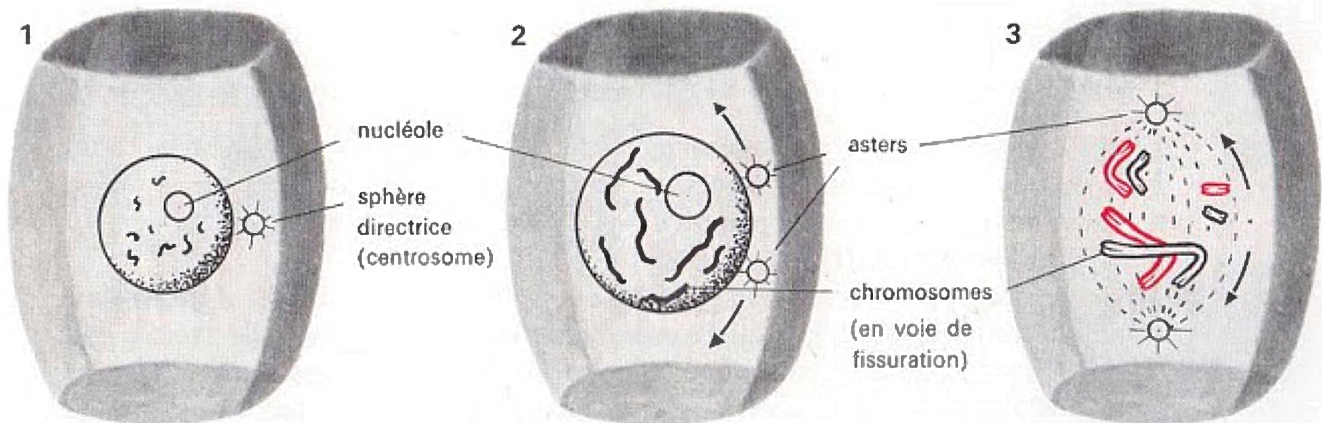
Les asters régressent, le fuseau s'estompe.

Les $2n$ chromosomes rassemblés en éventail à chaque pôle se tassent, deviennent indistincts. Ils s'allongent et s'enchevêtrent en un réseau chromatique peu apparent, leurs parties moins amincies formant des *chromo-centres* bien visibles dans le noyau reconstitué. Le (ou les) nucléole(s) et la membrane nucléaire se reforment.

L'activité essentielle des éléments nucléaires s'accompagne de variations importantes des propriétés physico-chimiques de la cellule (viscosité, perméabilité, réactions chimiques). Elle souligne l'importance de la division du noyau qui peut ne pas être suivie de la scission du cytoplasme. Dans ce cas, une série de divisions peut aboutir à une cellule volumineuse à noyaux multiples comme la fibre musculaire striée (voir page 41).

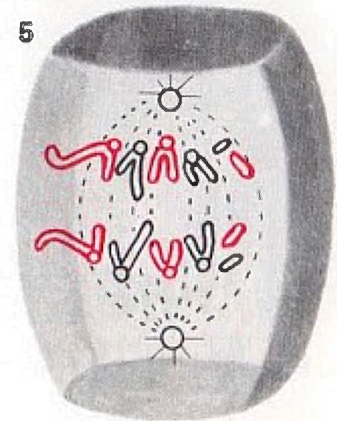
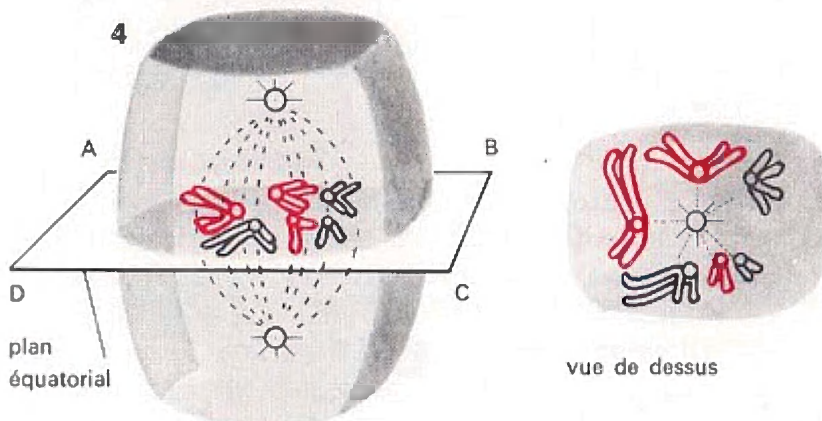
La division du cytoplasme est cependant le cas le plus fréquent. Le cytoplasme se condense suivant le plan médian de la cellule, formant une membrane limitante. S'il s'agit de cellules isolées, un étranglement progressif à ce niveau sépare et libère les deux cellules-filles 7, 8, 7.

1^{re} PHASE, PRÉPARATOIRE = PROPHASE (longue durée : 1 heure par exemple)



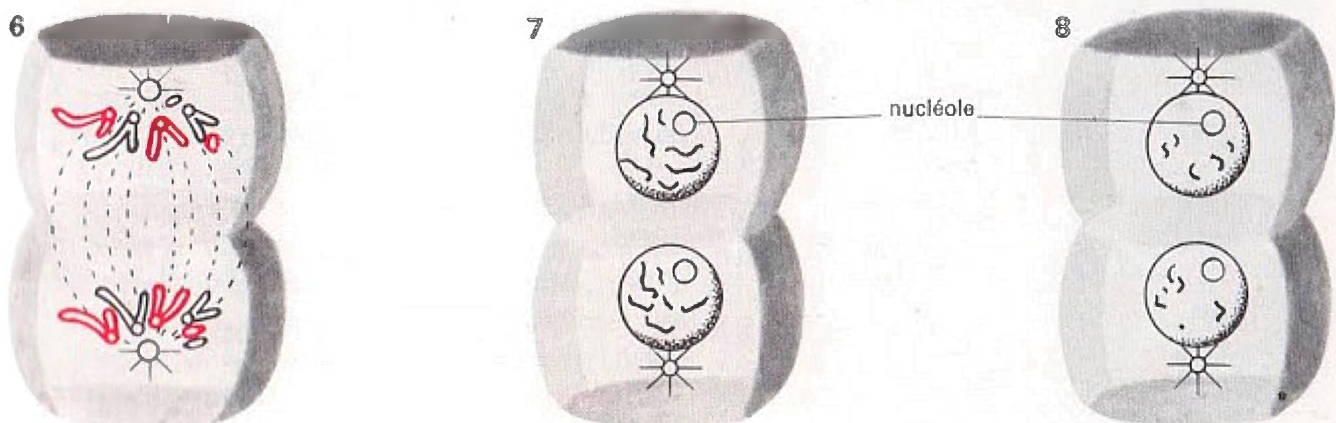
2^e PHASE = MÉTAPHASE (plaque équatoriale)
(courte durée : 5-10 minutes)

3^e PHASE = ANAPHASE
(" ascension polaire " : 20 minutes)



4^e PHASE, TERMINALE = TÉLOPHASE
(longue durée : 50 minutes par exemple)

CELLULES FILLES AU REPOS = INTERCINÈSE



2 MITOSE DES CELLULES VÉGÉTALES

Tandis que les Champignons présentent une mitose avec des asters mais à l'intérieur du noyau, *les végétaux supérieurs*, comme vous l'avez observé sur la racine de Jacinthe ou d'Oignon, *ne montrent pas d'aster* puisqu'ils n'ont pas de centrosomes (figures 4 page 173 et 5 pages 174-175).

A la fin de la prophase, deux protubérances en forme de calotte apparaissent à deux pôles opposés du noyau. La membrane nucléaire disparue, le fuseau qui, sur les coupes fixées et colorées apparaît traversé de fibrilles longitudinales moins marquées que chez les animaux, joue le même rôle vis-à-vis des chromosomes que dans l'exemple précédent. Le déroulement de la division suit les mêmes phases.

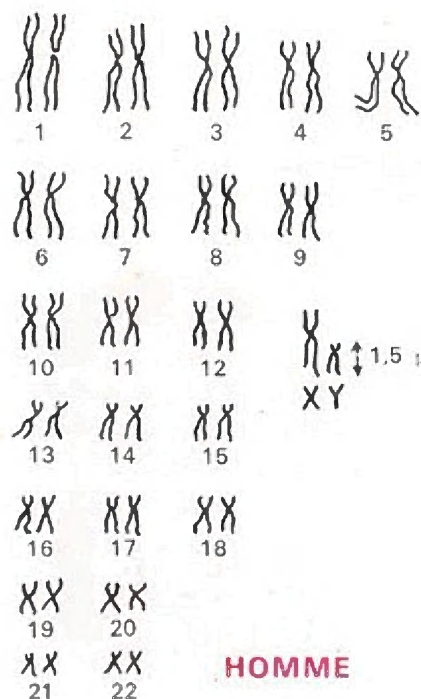
3 UNIVERSALITÉ DE LA MITOSE

La mitose a été observée dans un grand nombre de groupes animaux et végétaux. Elle y présente des variantes de durée et de détails. Chez beaucoup de Protozoaires, par exemple, la membrane nucléaire persiste et toute l'évolution des chromosomes a lieu à l'intérieur du noyau. *Mais on retrouve toujours les phases essentielles marquant l'universalité du phénomène.*

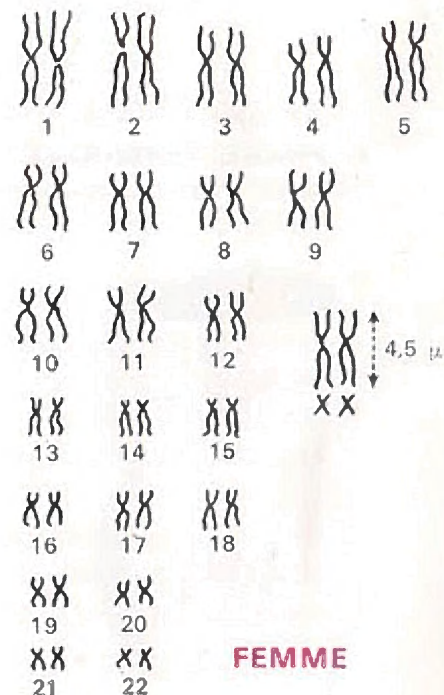
Chromosomes humains (d'après Lejeune). Les chromosomes sont facilement repérables du fait de la fissuration des chromosomes et de l'écartement de leurs deux chromatides sous l'influence de la colchicine (substance extraite de la colchique d'automne).

8 Les chromosomes x et y sont les hétérochromosomes ou chromosomes sexuels.

9



HOMME



FEMME

4 NOMBRE, DIMENSIONS ET STRUCTURE DES CHROMOSOMES

C'est la division cellulaire qui nous révèle l'existence et l'importance des chromosomes.

● Nombre

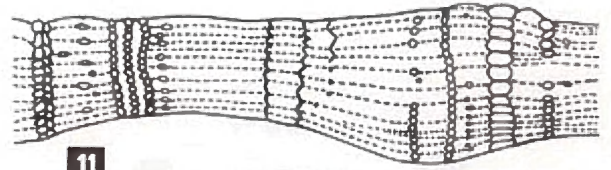
On a été d'abord frappé par la *quasi constance de leur nombre, presque toujours pair* ($2n$) dans les cellules d'une même espèce. (Ce nombre est réduit de moitié dans les cellules reproductrices : page 198).

Voici, à titre d'exemples, la valeur de $2n$ dans quelques espèces : Ascaris 4 (2 pour une certaine race) ; Puceron 6 ; Drosophile 8 ; Poule 32 ; Oignon 16 ; Maïs 20 ; Grenouille 24 ; Tomate et Chat 36 ; Homme 46 **8** et **9** ; Tabac 48 ; Chien 78 ; Saumon 84 ; diverses Fougères 100.

● Forme, structure

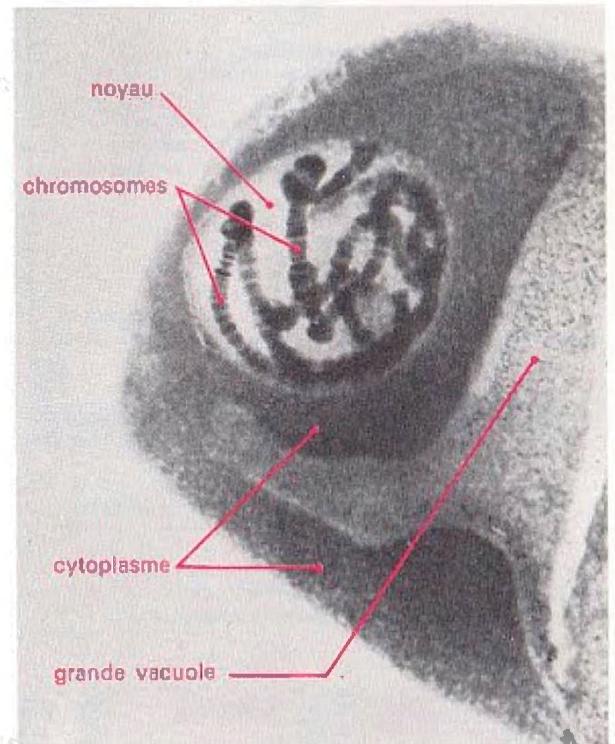
Les plus petits chromosomes, en forme de grains ou de bâtonnets, n'ont parfois que quelques dixièmes de micron de diamètre (Lentille d'eau). Les plus longs, en forme de filaments, ont en général 2 à 20 microns de longueur, 1 à 3 microns d'épaisseur. Certaines espèces de mouches (Drosophile, Simulie) ou de moustiques (Chironome) ont dans leurs glandes salivaires (faciles à extraire chez la larve) des cellules à chromosomes géants **10** de plus d'un demi-millimètre de longueur et de 5 microns de diamètre. En fait, ces *chromosomes géants* résultent d'un clivage longitudinal répété un grand nombre de fois donnant 4, 8, 16..., 256... filaments associés en un faisceau épais **11**. Ils présentent des bandes transversales colorables, plus sombres, riches en ADN **10** **11** et **12**.

L'emploi de colorants et de forts grossissements a montré, nous l'avons vu, que les chromosomes apparaissent constitués, dès le début de la prophase, de deux éléments, les *chromatides*, unis par un *centromère* (figure **8** page 177).



11

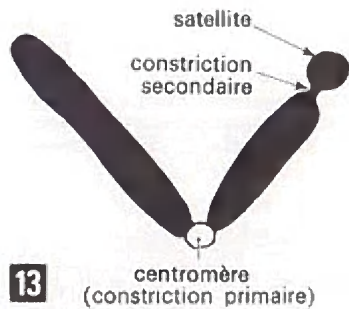
Structure d'un « chromosome géant » de Diptère (d'après Painter). Le fort grossissement optique montre la juxtaposition d'un grand nombre de filaments. Les bandes obscures correspondraient à la superposition des chromomères.



10 Cellule d'une glande salivaire de Chironome. (x 190)

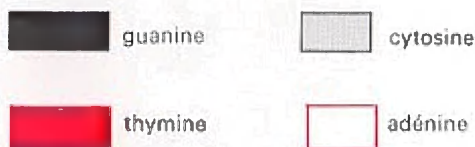
12 Détail d'un chromosome géant. (x 1500)



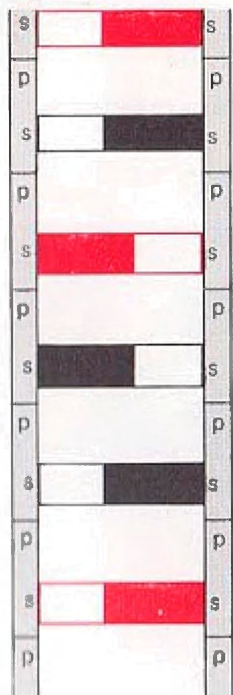


13

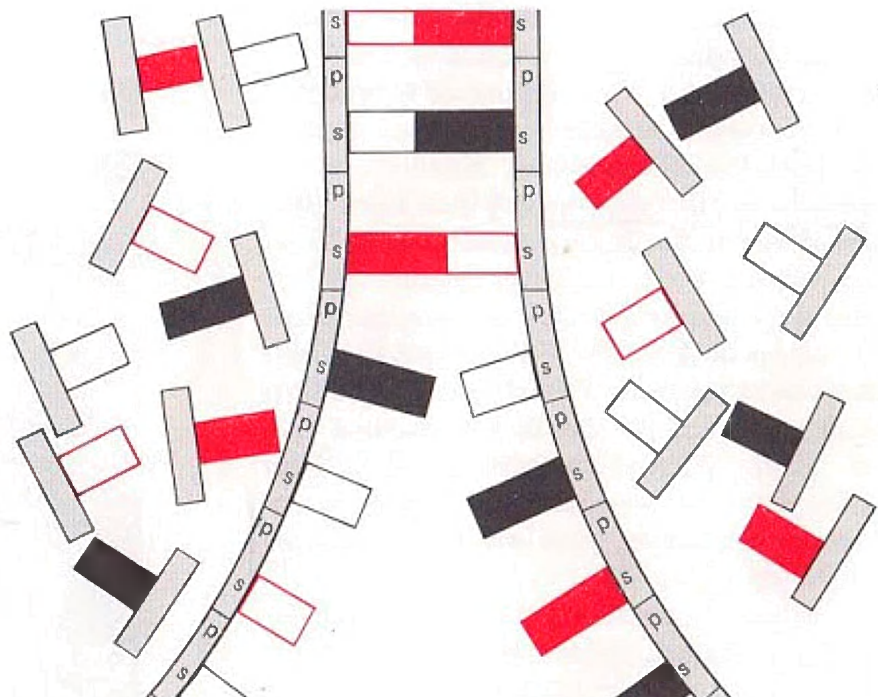
Exemple de constriction d'un chromosome (les deux chromatides n'ont pas été représentées distinctes l'une de l'autre.)



Les chaînes d'ADN ont été représentées rectilignes et non en hélices, pour simplifier les dessins. Il s'agit de figures entièrement schématiques.



1. Les deux chaînes d'une molécule d'ADN.



15

2. Les chaînes se « déralent » et s'éloignent l'une de l'autre. Des nucléotides sont libres au voisinage des chaînes.

Pendant la prophase, chaque chromatide présente des épaississements appelés *chromomères*, riches en ADN.

Les bandes transversales, riches en ADN, des chromosomes géants seraient analogues aux chromomères. A la fin de la prophase, le chromosome condensé a un aspect massif. Il ne présente plus à ce moment qu'un ou plusieurs étranglements 13. Le principal (*constriction primaire*) correspond au centromère. Lorsqu'il existe une *constriction secondaire* près d'une extrémité, elle limite un petit segment terminal, à l'allure d'appendice, appelé *satellite*.

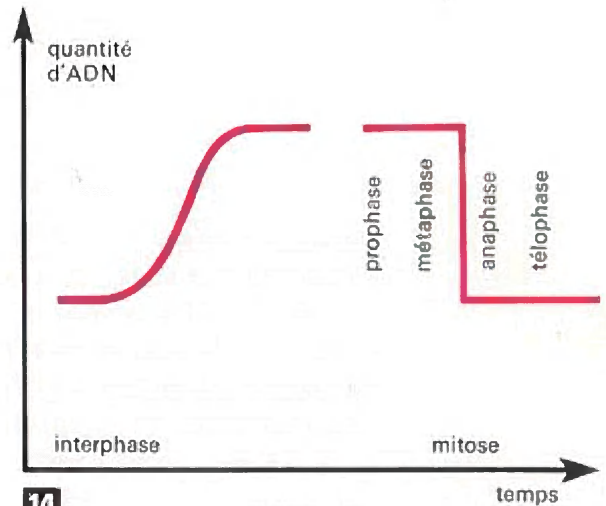
Il est probable que dans les Bactéries l'unique chromosome est constitué d'une seule molécule d'ADN. Ailleurs, les chromosomes contiennent non seulement de l'ADN mais aussi les autres constituants chimiques du noyau. Chaque escalier hélicoïdal d'ADN y serait entouré d'une fibre protéique égale-

Interphase : ADN x2

ment en hélice, l'ensemble formant une *fibres nucléo-protéique* de 30 Å de diamètre. Chaque chromosome compterait de 10 000 à 100 000 de ces fibres.

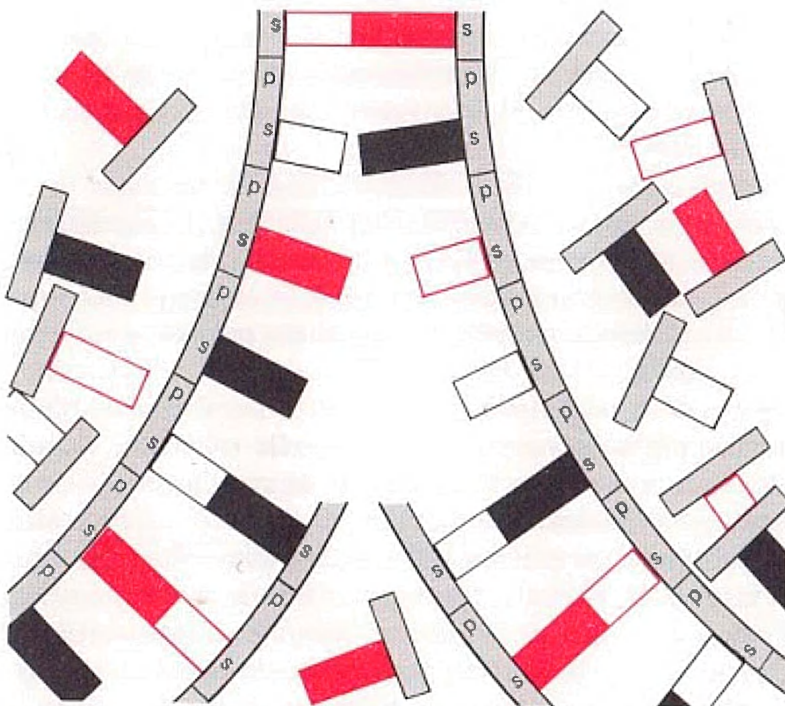
• Dédoublment des chromosomes

Il est possible de doser l'ADN d'un noyau. On constate que c'est entre deux divisions de la cellule, donc avant la prophase, que double la quantité d'ADN **14**. A l'anaphase, sa division en deux quantités égales correspond au partage des chromosomes. L'ADN se reproduit identique à lui-même de la façon suivante : les deux chaînes associées se « dégrafent » par rupture des liaisons qui unissent leurs bases **15**, 1,2. De nouveaux nucléotides, libres dans le suc nucléaire, s'agrafent à chacune des deux chaînes séparées, de telle sorte que les couples de bases soient toujours AT ou CG **15**, 3. Ainsi se reconstituent obligatoirement deux « escaliers » identiques à celui qui s'était dissocié **15**, 4.



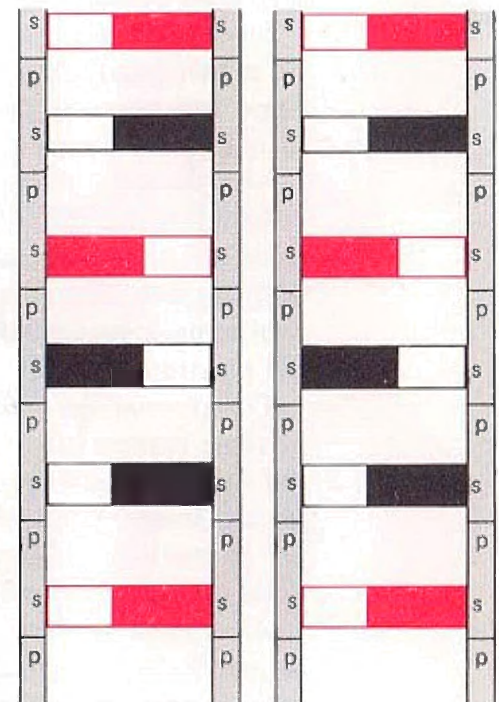
14

Variation de la quantité d'acide désoxyribonucléique d'un noyau (d'après Lamotte et l'Héritier).



3. Des nucléotides libres se déplacent et s'assemblent sur les deux chaînes dégrafées.

15



4. Deux molécules d'ADN sont formées, identiques à celle de départ.

La perméabilité sélective des cellules, la division des cellules jeunes sont deux manifestations importantes de la vie cellulaire. Les pages suivantes se proposent de donner d'autres caractères essentiels de la vie des cellules, puis de mettre en relief les rapports qui existent entre structure et vie cellulaire.

1 QUELQUES CARACTÈRES ESSENTIELS DE LA VIE CELLULAIRE

Vous n'hésitez pas à qualifier de cellules vivantes des *Paramécies* qui se déplacent (page 132). Vous pensez que les cellules d'une feuille d'*Élodée* sont encore vivantes quand leurs chloroplastes se meuvent (page 128); en fait, ils sont entraînés par des courants du cytoplasme. Ces derniers existent dans les cellules épidermiques de l'Oignon; mais ils sont difficiles à déceler parce qu'ils sont de faible vitesse et qu'ils n'entraînent que des inclusions peu visibles (figure 5 page 129).

Le rouge neutre de très faible concentration n'arrête pas les mouvements; le même colorant, plus concentré, l'eau iodée, le vert de méthyle les arrêtent. Le premier est un colorant dit « vital »; les autres tuent les cellules. Rien ne bouge dans une cellule morte¹.

Le mouvement ne peut pas être, a priori, une preuve irréfutable de la vie, car il existe dans le monde inanimé et, à l'inverse, il peut y avoir vie cellulaire sans mouvement décelable. Disons que *le mouvement est une manifestation fréquemment observable de la vie cellulaire*. Vous l'avez encore observé avec l'étude de la mitose.

Le mouvement est une réaction de la cellule à certains facteurs et vous savez que *toute cellule vivante est excitable* (page 47).

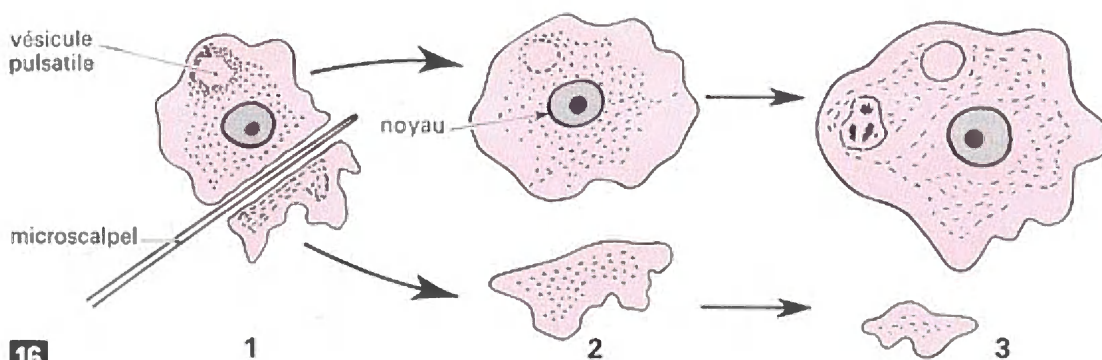
Une autre réponse à certaines excitations est la dépolarisation momentanée de sa membrane périphérique (page 44). Or, la **polarisation électrique de la membrane cellulaire** est caractéristique de la cellule vivante : les charges électriques disparaissent quand la cellule meurt.

Mouvements, charges électriques sont des *manifestations énergétiques* de la cellule vivante, qui produit aussi de la **chaleur**. Il s'agit toujours de transformations d'énergie potentielle reçue sous forme d'aliments, y compris, le plus souvent, de l'oxygène. Souvenez-vous des réactions exothermiques de la respiration (qui sont remplacées chez les êtres anaérobies — certaines Bactéries, par exemple — par des réactions dites de fermentation).

Transformations d'énergie vont de pair avec réactions chimiques, d'ailleurs d'une extrême complexité, conduisant à la formation d'une nouvelle substance vivante qui remplace celle qui disparaît et assure la croissance et la multiplication de la cellule jeune. Nous avons appelé **assimilation** cette synthèse et l'incorporation par la matière vivante de substance qu'elle rend identique à elle-même. Des produits toxiques se forment aussi (CO_2 par ex.); ils sont plus ou moins vite excrétés.

Absorption sélective d'éléments venant de l'extérieur, transformations chimiques de ces éléments, synthèse et formation de nouvelle matière vivante qui assure croissance et multiplication, transformations d'énergie, tels sont quelques caractères essentiels de la vie cellulaire.

1. Hormis le mouvement brownien qui agite perpétuellement les plus fines particules sous l'influence de causes purement physiques (chocs moléculaires).



16

Mérotomie sur une Amibe.

Le fragment anucléé dégénère et meurt. La partie nucléée se répare et mène une vie active normale.

2 IMPORTANCE DU NOYAU DANS LA VIE CELLULAIRE

Vous savez comment le noyau prend une part active dans la division cellulaire. Nous allons voir comment son importance est grande à tout instant dans la vie de la cellule.

Dans chaque type de cellule adulte on constate, entre le volume du noyau et celui du protoplasme, un rapport constant (N/P) qui souligne un équilibre entre ces deux constituants essentiels. Ce **rapport nucléo-plasmique** varie avec l'âge de la cellule. Il est élevé dans la cellule jeune où le noyau occupe une bonne partie de la cellule. Il est bien moindre dans la cellule âgée car le noyau s'est accru moins vite que le cytoplasme..

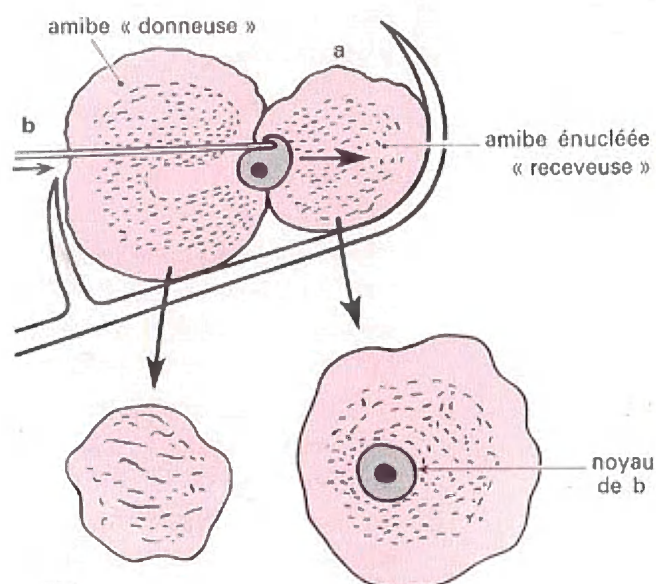
Rappelez-vous que le fragment d'une fibre nerveuse qui n'est plus en relation avec le noyau du neurone dégénère et meurt (page 40) mais que le corps cellulaire, nucléé, peut régénérer la fibre disparue. Avec le micromanipulateur on peut sectionner une grosse cellule de Protozoaire en deux parties dont une contient le noyau 16. Le fragment nucléé vit, le fragment anucléé dégénère et meurt.

Ces « amputations » de cellules, dites expériences de *mérotomie* (du grec *meros*, partie, et *tomé*, section), ont été faites sur un grand nombre de Protozoaires et sur toutes les espèces cellulaires des Métazoaires, sur les cellules végétales. Elles conduisent toujours au même résultat : seul, le fragment nucléé survit à l'opération et peut, dans la plupart des cas, régénérer la partie disparue.

✗ Les expériences de greffes et d'ablations de noyau à l'aide du micromanipulateur (page 145) ont confirmé les résultats de la mérotomie. Une amibe privée de son noyau se rétracte aussitôt, s'assombrit et devient rapidement inerte. Elle dégénère et meurt au bout d'une dizaine de jours 17. Si, deux ou trois jours après l'ablation, on lui restitue un noyau sain prélevé sur une amibe de même espèce, on voit, quelques minutes après l'opération, l'amibe receveuse s'étaler et reprendre son activité tandis que l'amibe donneuse se flétrit 17.

✗ Quant au noyau isolé, il ne peut vivre que s'il est entouré d'un peu de cytoplasme.

En bref, *la vie cellulaire exige l'union constante cytoplasme-noyau*. Vous le comprendrez mieux avec l'étude des lignes suivantes.



17

Grefe de noyau d'Amibe.

Le noyau de b est poussé dans a énucléée depuis 2 jours. Aussitôt les comportements des deux amibes s'inversent: la cellule receveuse a, qui était complètement inerte, reprend vie (mouvement, expansion), tandis que la donneuse b se flétrit, se rétracte, perd la possibilité de se nourrir.

3 ENZYMES

De nombreuses enzymes ont été reconnues dans le *hyaloplasme*, l'*ergastoplasme*, les *ribosomes*, les *mitochondries*, les *plastides*, les *nucléoles*, organites dans lesquels, le plus souvent, elles sont fixées sur les membranes. Rappelons que les enzymes sont des catalyseurs organiques de nature protéique (1^{re} D).

Les *mitochondries* sont riches en enzymes. On connaît, à l'heure actuelle, une vingtaine d'enzymes mitochondriales, groupées en « assemblées d'enzymes », accomplissant chacune une fonction. Chaque mitochondrie possède plusieurs milliers de telles assemblées. Les mitochondries renferment les enzymes respiratoires. Certaines de ces enzymes ne se rencontrant dans aucun autre territoire de la cellule, on pense que les mitochondries sont peut-être les seuls lieux de la respiration cellulaire (productrice d'énergie) : elles jouent le rôle de « centrales énergétiques » de la cellule.

Les *chloroplastes* contiennent, entre autres, les enzymes qui règlent les réactions chimiques aboutissant aux photosynthèses ; les *amyloplastides* possèdent les enzymes qui dirigent la synthèse de l'amidon à partir de sucres solubles.

Les enzymes des *ribosomes* assurent les synthèses de lipides et de protéines. Les ribosomes seraient les producteurs de la majeure partie des protéines cellulaires et en particulier des enzymes. Nous en reparlerons (page 288).

Les protéines destinées à être excrétées s'accumuleraient dans les sacs du réticulum endoplasmique et de là passeraient dans les saccules du corps de Golgi avant d'être expulsées de la cellule. *Ribosomes, réticulum et complexe de Golgi réaliseraient ainsi une unité fonctionnelle d'excrétion.*

Les digestions qui s'opèrent dans les *vacuoles digestives* (page 158) se font sous l'action d'enzymes *hydrolisantes*.

Les *lysosomes* **18**, organites non mentionnés jusqu'ici, sont ainsi appelés parce qu'ils renferment les enzymes qui provoquent la digestion (la lyse) des constituants cellulaires à la mort de la cellule. A ce moment, en effet, la membrane des lysosomes se détruit et les enzymes se répandent dans toute la cellule. Peut-être les lysosomes jouent-ils un rôle dans la digestion des particules ingérées par phagocytose ?

Lysosome **18**
(diamètre 200 à 400 Å).

4 IMPORTANCE DE L'EXTENSION DES SURFACES

Les réactions chimiques actives et réglées par les enzymes se font d'autant mieux que les éléments qui entrent en jeu sont en contact plus étendu et plus intime. La surface de contact s'accroît avec le degré de division de la matière (voir livre de Biologie 1^{re} D, page 153).

Il est remarquable que les divers organites enzymatiques existent en nombres tels que leurs surfaces limitantes sont extraordinairement grandes par rapport au volume total de la cellule : songez aux plastides, aux mitochondries (avec les replis de leur membrane interne), aux ribosomes si nombreux, à la membrane du réticulum endoplasmique étonnamment développée.

Ajoutons que les organites cytoplasmiques sont en perpétuels mouvements et que les membranes elles-mêmes ne sont pas inertes. On entrevoit leur arrangement moléculaire de lipides et de protéines et leur rôle dans les échanges qui s'opèrent entre les régions qu'elles limitent. Il est prouvé aujourd'hui que *ces membranes, riches en enzymes, sont des surfaces actives de la vie cellulaire.*

L'ensemble réticulum-membrane nucléaire (et peut-être corps de Golgi), en communication avec l'extérieur de la cellule, constituerait un véritable *appareil circulatoire intra-cellulaire* assurant des échanges entre la substance vivante et l'extérieur, sur une surface extrêmement développée.

Le développement des membranes intracellulaires fut une des révélations importantes du microscope électronique, comme l'importance du nombre des enzymes fut une donnée essentielle de la biochimie cellulaire.

5 BIOLOGIE MOLÉCULAIRE

Tout, dans la cellule, est le siège de mouvements et d'incessants échanges de molécules, d'atomes et d'électrons que le cytologiste s'efforce de déceler et de comprendre. Après être passé de l'échelle de l'organe à celle de la cellule, la physiologie se fait aujourd'hui à l'échelle des molécules.

Cette *biologie moléculaire* a peu à peu fait découvrir les mécanismes essentiels de la photosynthèse et de la respiration cellulaire. C'est elle qui fait comprendre la production de nouvel ADN dans le noyau d'une cellule qui va se diviser et comment l'ADN se perpétue, identique à lui-même, de cellule à cellule (page 183). Elle fait entrevoir comment des fonctions cellulaires diverses se groupent en complexes : complexe fonctionnel d'excrétion... et beaucoup d'autres. L'un d'eux procède à la synthèse des protéines. Élucidé grâce aux recherches sur l'hérédité, il sera exposé ultérieurement (chapitre 22). Ces travaux ont également conduit à penser qu'il existe des mécanismes régulateurs de la synthèse des protéines.

L'auto-régulation de la synthèse des protéines est l'un des multiples mécanismes qui font que les diverses parties d'une cellule fonctionnent en harmonie pour faire de celle-ci une unité physiologique. Des corrélations fonctionnelles relient entre eux les divers composants de la cellule, comme à l'échelle d'un individu des corrélations fonctionnelles lient entre eux les différents organes. Nous en reparlerons.

CONCLUSION : UNITÉ DE PLAN D'ORGANISATION DE LA CELLULE

Par l'essor de la biochimie et des techniques modernes d'exploration de la cellule, la physiologie cellulaire ou *cytophysiologie* est devenue une science expérimentale.

Les énormes progrès réalisés pendant ces vingt dernières années lui ont permis d'identifier le rôle de la plupart des organites de la cellule et d'approcher d'une vue d'ensemble du fonctionnement cellulaire. Ils ont confirmé, dans les détails anatomiques de plus en plus fins, jusqu'à l'échelle des molécules, une *grande unité d'organisation des cellules dans l'ensemble du monde vivant. Ils ont montré comment la vie cellulaire est liée à cette organisation et comment, par conséquent, cette vie présente elle aussi une certaine unité.*

Mais la cytologie moderne met également en évidence la diversité des matières vivantes, chacune d'elles étant caractéristique, par l'arrangement de ses molécules, d'une espèce animale ou d'une espèce végétale; dans chacune des espèces, des divers types de cellules; dans une cellule, des divers composants.

Pourtant, beaucoup d'incertitudes sont à éclairer, beaucoup de problèmes restent à résoudre.

La reproduction

La reproduction est l'une des caractéristiques fondamentales de l'être vivant. L'Homme construit des machines capables de produire un nombre illimité d'objets identiques, mais aucun de ces objets n'est capable de se reproduire lui-même. Vous savez déjà comment une cellule vivante peut se multiplier par division (page 172). Une telle reproduction, par fragmentation du corps suivie de la régénération des parties manquantes, est fréquente chez les végétaux et de nombreux Invertébrés. Il s'agit alors de reproduction végétative, dite encore reproduction asexuée, car elle permet à chaque individu isolé de se multiplier à l'infini (chapitre 17, page 226).

La reproduction sexuée exige, au contraire, l'intervention de deux individus dont les glandes reproductrices ou gonades (gonades ♂ ou testicules, gonades ♀ ou ovaires — page 12) produisent des cellules reproductrices (ou gamètes) nommées respectivement spermatozoïdes et ovules. La fécondation, c'est-à-dire la fusion d'un spermatozoïde avec un ovule, donne un œuf, point de départ d'un nouvel individu.

Chez de nombreuses espèces les sexes sont séparés. Chez d'autres (Escargots, Lombrics... et beaucoup de végétaux) chaque individu est hermaphrodite (♂), c'est-à-dire producteur des deux types de gamètes.

14. Gamètes et

1 GAMÈTES ET FÉCONDATION CHEZ L'OURSIN

Les observations sont réalisables en ville, à partir d'Oursins achetés très frais. En automne et au printemps, ces animaux rejettent leurs produits génitaux par les 5 pores génitaux situés au pôle supérieur (liquide blanchâtre chez les mâles, liquide orangé chez les femelles). Après une section équatoriale, on observe : soit des gonades ♂ de couleur pâle (jaunes ou rosées), soit des gonades ♀ franchement oranges et plus granuleuses que les gonades mâles 1.

A défaut d'eau de mer naturelle, les gamètes pourront être étudiés dans de l'eau de mer artificielle (gros sel 100 g + sulfate de magnésium 8,80 g + chlorure de magnésium 14,3 g pour 4 litres d'eau douce pure et filtrée).

● Spermatozoïdes

- Prélevez un fragment de gonade ♂, dilacérez-le dans de l'eau de mer.

Si la gonade ♂ est mûre, les spermatozoïdes deviennent rapidement mobiles.

Observez les spermatozoïdes, au fort grossissement du microscope, dans l'eau de mer d'abord, puis en ajoutant un peu de bleu de méthylène. Notez vos observations. Desinez.

● Ovules

Dilacérez dans un peu d'eau de mer, avec d'autres instruments, un fragment de gonade ♀ ; il est facile de juger de son état de maturité : les ovocytes de 2^e ordre (page 199, donc à maturation non terminée) ont un gros noyau bien visible, les ovules mûrs un petit noyau mal délimité. Les globules polaires sont peu faciles à voir.

Évaluez la taille des ovules à l'aide d'une petite bande de papier millimétré transparent glissée sous la lamelle. Comparez la taille des gamètes mâles à celle des gamètes femelles.

fécondation | Cycle chromosomique

● Observation microscopique de la fécondation

- Placez une goutte d'eau de mer contenant les ovules mûrs sur une lame à concavité 1 ; ajoutez une petite goutte du liquide contenant les spermatozoïdes. Recouvrez d'une lamelle. Observez avec l'objectif fort. Lorsque les gamètes sont mûrs et bien vivants, les spermatozoïdes s'assemblent autour des ovules.

- Notez et, si possible figurez, le comportement des gamètes et les modifications subies par les ovules dans le quart d'heure qui suit.

- Recommencez l'expérience en plaçant les deux gouttes à 1 cm l'une de l'autre sur une lame ordinaire. Réunissez celles-ci avec une goutte d'eau de mer prise avec une pipette propre (déposez la goutte très doucement). Observez les ovules ; figurez les résultats.

- Placez sur une lame une goutte d'eau de mer contenant les ovules ; éliminez les ovules de cette eau en utilisant l'aiguille lancéolée ; ajoutez ensuite, à une certaine distance, une goutte contenant les spermatozoïdes, puis créez un pont d'eau de mer comme précédemment. Observez ; figurez les résultats. Concluez.

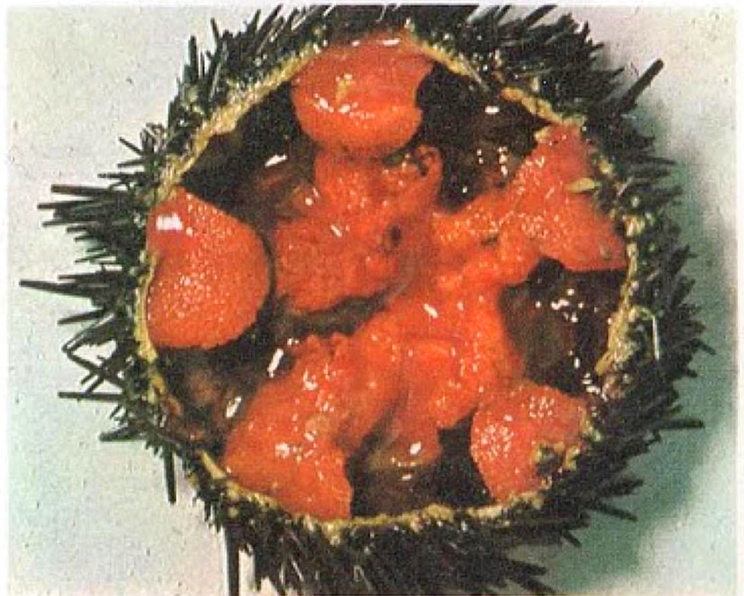
● Observation microscopique de la segmentation

- Deux ou trois heures avant la séance de T.P., on recouvre le fond de trois cristallisoirs avec de l'eau de mer sur une hauteur d'un centimètre. On mélange dans l'un d'eux ovules mûrs et spermatozoïdes. Couvrir d'une plaque de verre pour éviter l'évaporation.

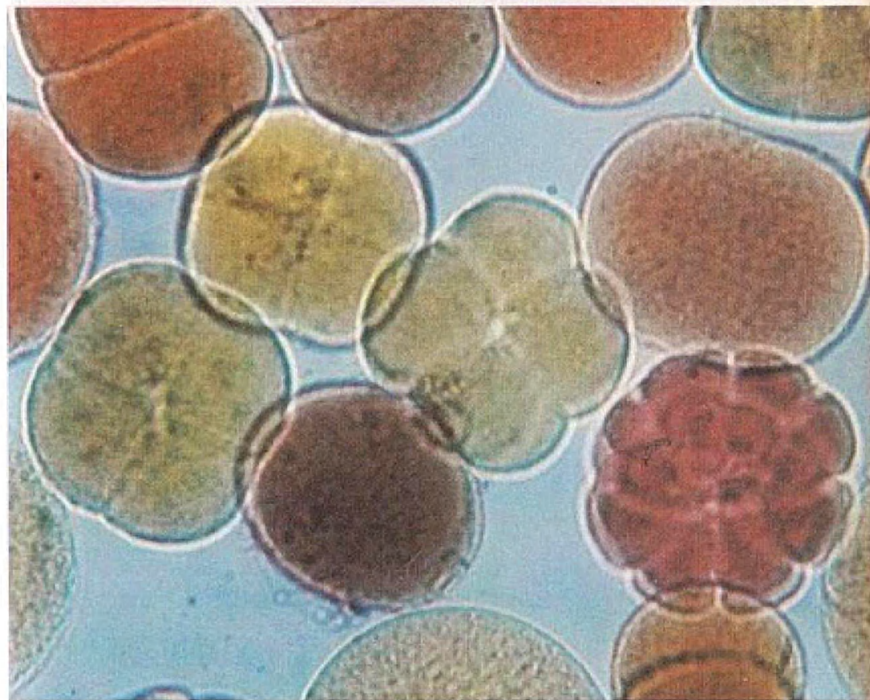
Dans le 2^e cristallisoir mettre des ovules ; dans le 3^e des spermatozoïdes.

- Pendant la séance de T.P., prélevez de 1/2 heure en 1/2 heure avec une pipette étiquetée F un peu du liquide du 1^{er} cristallisoir. Vous pourrez observer au moins les premiers stades de la segmentation 2. Dessinez-les.

1. Lame présentant une petite dépression destinée à recevoir l'objet sans risque d'écrasement.



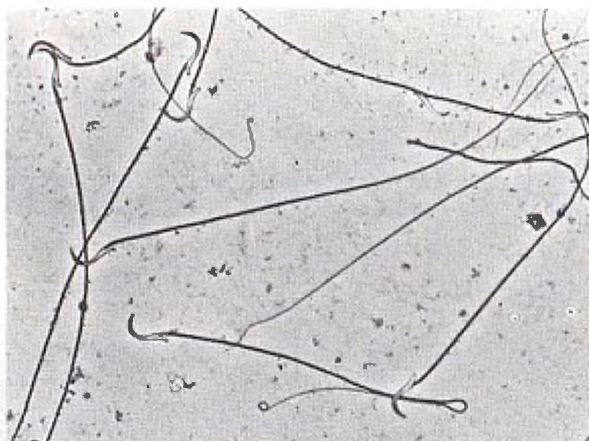
1



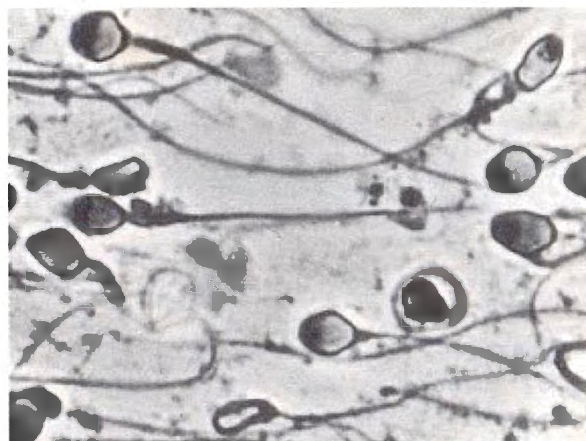
2 x 250

- Observez de 1/2 heure en 1/2 heure les ovules non fécondés (prélevés avec une pipette marquée ♀). Y a-t-il segmentation ? Voyez aussi ce que deviennent les spermatozoïdes (utilisez une autre pipette marquée ♂).

Conclusions ?



3 **Spermatozoïdes de Rat.** Photographies en contraste de phase, mettant en valeur l'acrosome, extrémité foncée de la tête. (x 360)



Spermatozoïdes humains (contraste de phase) (x 800)

4

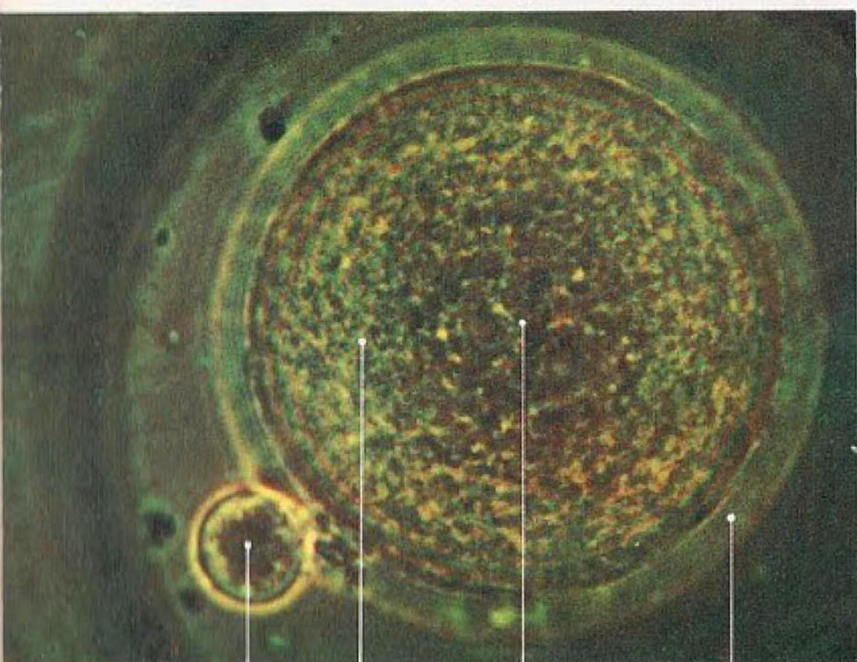
2 GAMÈTES ET FÉCONDATION CHEZ LA MOULE

A la fin de l'hiver, les Moules achetées au marché sont *laiteuses* : les gamètes émis sous le manteau (membrane tapissant l'intérieur de la coquille) leur donnent cet aspect.

Ouvrez quelques Moules avec un couteau glissé entre les deux valves de la coquille pour sectionner le muscle responsable de sa fermeture. Prélevez sous le manteau de chacune d'elles une goutte du liquide laiteux ; observez chaque liquide au microscope pour déterminer le sexe. Si les produits génitaux sont mûrs (spermatozoïdes mobiles), il sera possible d'effectuer les mêmes observations que celles réalisables avec les Oursins. La segmentation sera cependant difficile à voir.

5

Ovocyte humain



globule polaire

ovule

noyau de l'ovule

membrane

3 GAMÈTES DE MAMMIFÈRES

● Spermatozoïdes de Rat ou de Souris

Une gonade mâle fraîche peut être prélevée en cours de dissection (page 13).

- Coupez l'organe en petits morceaux dans 10 ml de Ringer (ou de solution de NaCl à 9 ‰) ; écrasez les fragments dans le liquide. Laissez reposer.

- Observez les spermatozoïdes vivants, comme il a été fait pour les spermatozoïdes d'Oursin.

● Spermatozoïdes humains

Ils pourront être étudiés sur des frottis du commerce.

- Faites un dessin avec légende de chacun des spermatozoïdes observés.

● Complétez vos observations en analysant les photographies ci-jointes.

Rat : tête triangulaire, acrosome en forme de pointe recourbée ; pièce intermédiaire très longue, s'amincissant progressivement et passant sans transition au flagelle **3**, la tête apparaît claire, prolongée par l'acrosome foncé.

Homme : acrosome court, pièce intermédiaire et flagelle sont faciles à distinguer sur certains éléments de la photographie **4**.

● Gamètes femelles humains

Regardez la photographie **5** qui représente un ovule humain. Évaluez son diamètre en vous servant du grossissement indiqué. (Voyez page 199 le sens des mots *ovocyte* et *ovule*. Remarquez la présence d'un *globule polaire*.)

4 REPRODUCTION D'UN FUCUS OU DE L'ASCOPHYLLUM

Les Algues observées (goémon) pourront être prélevées sur les rochers à marée basse si la mer est proche ; celles qui servent à l'emballage des huîtres conviennent aussi. A défaut d'Algues fraîches, utilisez des exemplaires conservés dans l'eau de mer formolée.

Chez *Fucus vesiculosus*, *F. serratus* et *Ascophyllum nodosum*, les sexes sont séparés.

Fucus spiralis est hermaphrodite (♂).

Consultez les pages 196 et 197.

● **Observation, à l'œil nu, et dessin annoté d'un fragment de thalle** (échelle 1) porteur de renflements reproducteurs **6** (on peut dire aussi extrémités fertiles).

● **Observation à la loupe d'une extrémité fertile** (loupe à main ou, mieux, binoculaire). Remarquez les pores situés, chacun, au sommet d'une petite éminence. Dessin annoté (échelle : x 3). Appuyez sur le renflement fertile : s'il est frais et mûr, de chaque pore suinte une goutte de gelée.

● **Observation d'une section transversale d'extrémité fertile** : avec une lame de rasoir neuve, coupez une tranche peu épaisse. Observez (loupe binoculaire ou objectif faible d'un microscope). Faites un schéma d'ensemble (échelle : x 10). Situez les conceptacles. Reconnaissez leur sexe (grosses granulations foncées dans les conceptacles femelles).

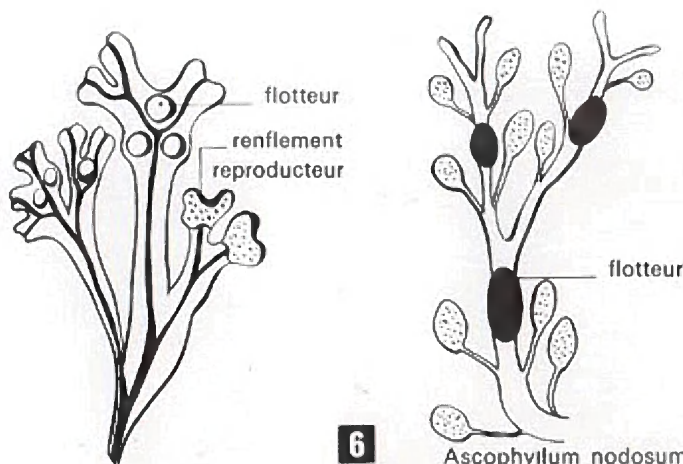
● **Observation du contenu des conceptacles**. Réalisez avec la lame de rasoir des coupes aussi fines que possible (elles peuvent être partielles) ; recueillez-les sur une lame dans une goutte d'eau de mer (naturelle ou artificielle : page 188). Sans mettre de lamelle, cherchez au microscope, avec l'objectif moyen, la (ou les) meilleure(s) coupe(s) ; éliminez les autres.

Observez :

- les tissus de l'algue, réseau de filaments ;
- les conceptacles : sont-ils ♂ ou ♀ ou ♂ ?

7 8 . Faites le schéma d'un conceptacle.

- Repérez et centrez la zone la plus fine et la plus intéressante de la coupe pour passer à l'objectif fort.

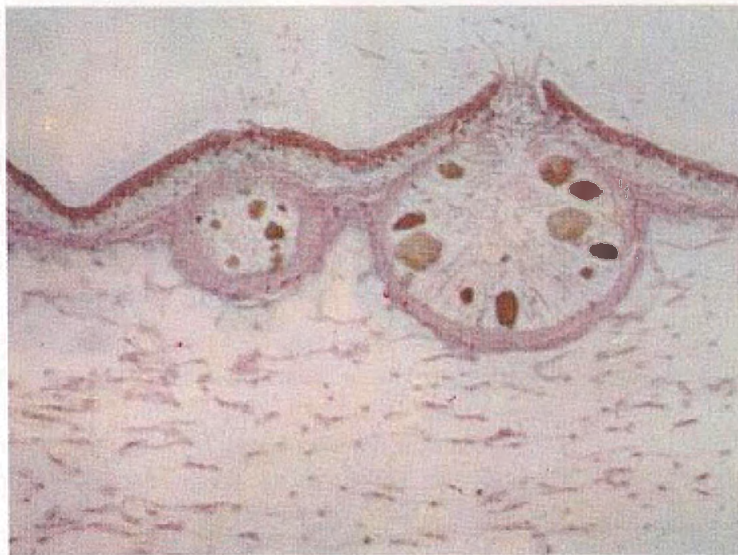


6

Ascophyllum nodosum

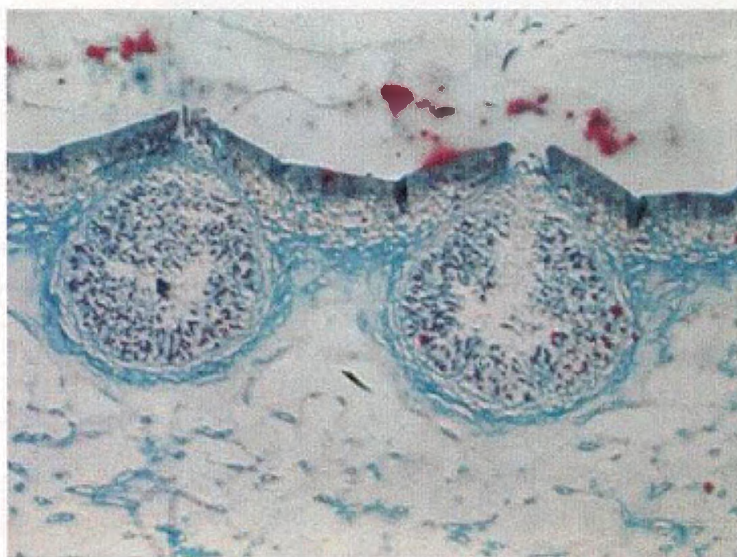
Fucus vesiculosus: fragment de thalle.

Fucus spiralis lui ressemble mais est dépourvu de flotteurs.
Fucus serratus très plat et crénelé en dents de scie sur les bords.



7

Fucus vesiculosus. Conceptacle femelle. (x 30)



8

Fucus vesiculosus. Conceptacle mâle. (x 30)



x 150 **9**



11 Libération des huit cellules femelles (oosphères) contenues dans un oogone. (x 210)



10 Conceptacle mâle. Un poil fertile. (x 350)

Avec l'objectif fort :

- Conceptacle femelle (♀) **9** : cherchez un oogone en place avec sa base et les poils stériles qui l'entourent normalement ; figurez-le (longueur du dessin = 5 cm). Combien de cellules voyez-vous dans les différents oogones ? Sont-ils mûrs ?

- Conceptacle mâle (♂) **10** : si la coupe est trop compacte, enlevez la lamelle et détachez, avec la pointe d'une aiguille lancéolée, le contenu du conceptacle ; éliminez le reste de l'organe ; replacez la lamelle sans écraser. Cherchez un poil fertile suffisamment isolé. Si les anthéridies sont mûres, observez les gamètes ♂ ou anthérozoïdes. Dessins.

● Fécondation

En octobre-novembre ou en mai-juin, les conceptacles laissent échapper à marée basse une gelée contenant les organes reproducteurs (placer le thalle humide dans un sac en plastique transparent ; si la plante est mûre, les renflements fertiles produisent leur gelée dans les heures qui suivent).

Faire les observations au microscope dans l'eau de mer (moyen, puis fort grossissement).

- Goutte de gelée verte : comportement des oogones **11** ? Dessin.

- Goutte de gelée orange : comportement des anthéridies et des anthérozoïdes ? Dessin.

- Mélange des deux gélées sur une lame à concavité : comportement des organes reproducteurs et des gamètes ? Dessin.

● Effets de la fécondation

- Remplissez d'eau de mer trois assiettes creuses ; placez-les près d'une fenêtre (les algues brunes contiennent de la chlorophylle) mais non au soleil. Ajoutez dans l'une de la gelée verte (par agitation d'une extrémité fertile ♀), dans une autre de la gelée jaune, dans la dernière les deux sortes de gélées.

- Observez les jours suivants le développement éventuel de jeunes Fucus.

Conclusions ?

5 EXERCICE DE SYNTHÈSE

- Comparez, dans chacune des espèces citées précédemment (Oursin, Moule, Homme, Fucus...), les gamètes ♂ aux gamètes ♀. Quelles remarques, d'ordre général, faites-vous, se rapportant à ces deux catégories de cellules sexuelles ?

1 GAMÈTES MALES

Les gamètes ♂ des animaux (**spermatozoïdes**) sont des cellules mobiles, de forme particulière.

En général, un spermatozoïde présente : une *tête*, un *segment* ou *pièce intermédiaire*, une *queue* ou *flagelle* 12. La tête contient un volumineux noyau et peu de cytoplasme, ce dernier surtout visible à l'extrémité antérieure (*acrosome*). Le segment intermédiaire est constitué d'une petite quantité de cytoplasme, avec mitochondries groupées en manchon hélicoïdal autour de la base du flagelle, un centrosome antérieur et un centrosome postérieur.

Le flagelle présente parfois une membrane ondulante. Quelques espèces ont des spermatozoïdes dépourvus de flagelle (*Ascaris*).

● Les gamètes ♂ de *Fucus* (**anthérozoïdes**) sont encore de petites cellules mobiles, à noyau volumineux. Ils se meuvent grâce à deux flagelles.

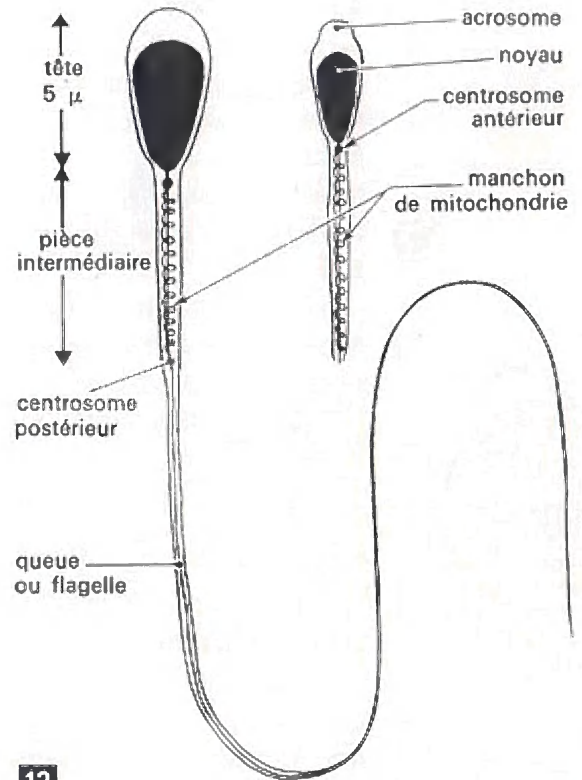
Beaucoup de plantes (Mousses, Fougères, etc.) ont des anthérozoïdes avec flagelles ou cils locomoteurs. Les Angiospermes ont des anthérozoïdes non ciliés et sans flagelle. (Voir la fécondation chez le *Lis*, page 221.)

Tous les gamètes ♂ des plantes sont, comme ceux des animaux, de petites cellules à rapport nucléoplasmique élevé.

2 GAMÈTES FEMELLES

D'une manière très générale, sauf quelques exceptions rares dans le règne végétal, les gamètes ♀ (**ovules** des animaux, **oosphères** des plantes) sont des cellules beaucoup plus volumineuses que les gamètes ♂ de la même espèce, animale ou végétale 13 (voir aussi figure 5, page 190). Leur cytoplasme, énorme par rapport au noyau, est riche en substances nutritives (glucides, lipides, protides). Ces cellules, dépourvues d'organes locomoteurs, n'ont pas de mouvement propre.

Remarque. On dit qu'il y a *hétérogamie* quand gamètes ♂ et gamètes ♀ de la même espèce diffèrent morphologiquement (cas de beaucoup le plus fréquent). Il y a *isogamie* quand les gamètes des deux sexes sont semblables (chez certains Protozoaires et végétaux inférieurs, certaines Algues, par ex.).

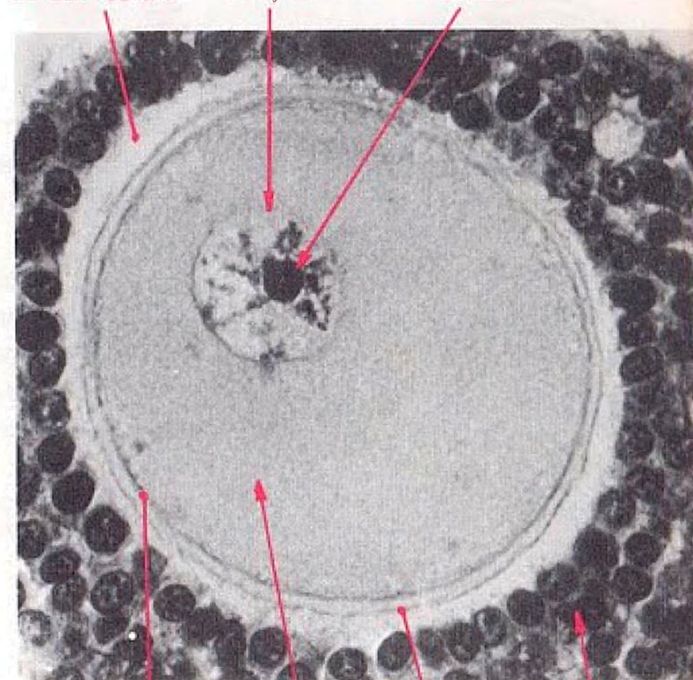


12

Spermatozoïde humain (longueur totale 60 µ).

13

espace vide dû aux réactifs, noyau, nucléole



10 µ

3 FÉCONDATION

La fécondation ou fusion d'un gamète ♂ avec un gamète ♀ se fait : soit en dehors des individus qui émettent leurs cellules sexuelles dans le milieu liquide les entourant (Oursin, Moule, Fucus, par ex.), soit dans l'individu ♀ qui reçoit les gamètes ♂ (Mammifères, Oiseaux, beaucoup d'animaux et la plupart des plantes).

La fécondation « interne » est difficile à étudier. Les phénomènes intimes qui caractérisent la fécondation ont été découverts par l'étude d'êtres à fécondation externe : Oursin, Étoile de mer, Fucus... (dernier quart du XIX^e siècle).

● Fécondation chez l'Oursin

Femelles et mâles rejettent leurs gamètes à l'extérieur par cinq orifices de ponte. La fécondation, qu'il est facile d'observer en laboratoire, se fait dans la mer.

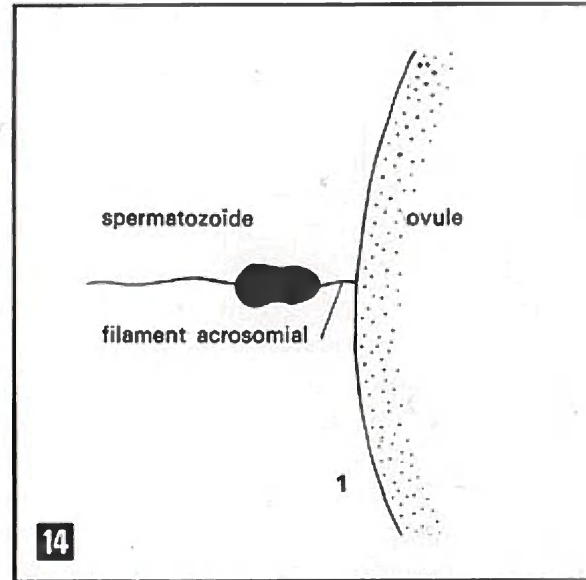
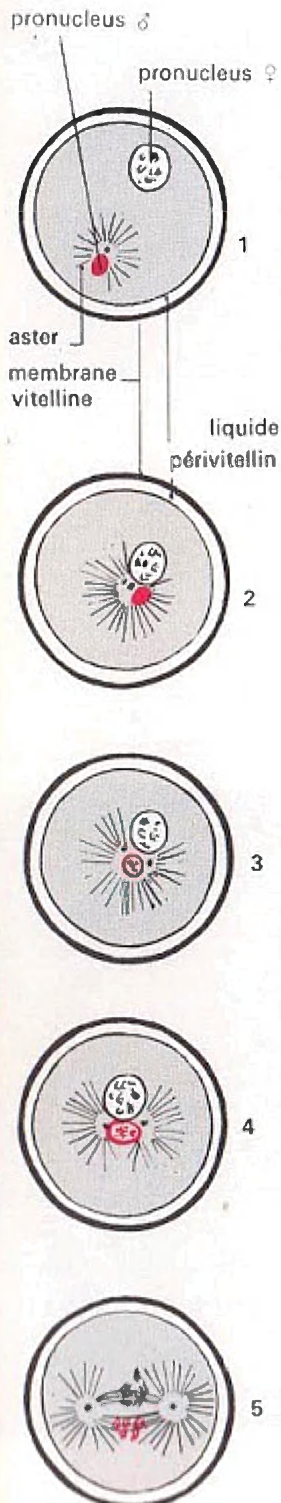
Grâce à leur flagelle, les spermatozoïdes se déplacent, en effet, vers les ovules qui flottent. Les manipulations demandées montrent que les spermatozoïdes sont attirés par des substances chimiques émises par les ovules (les spermatozoïdes se déplacent vers l'eau de mer ayant renfermé des ovules mais qui n'en contient plus.) L'attraction provoquée par les substances produites par les ovules et agissant sur les spermatozoïdes est appelée *chimiotactisme positif*.

Un grand nombre de spermatozoïdes s'agglutinent à la gangue gélatineuse qui entoure l'ovule. Par une déchirure de la membrane, l'acrosome d'un spermatozoïde émet un filament autour duquel l'ovule édifie un *cône de fécondation* 14 1 et 2. Le spermatozoïde y pénètre, tête la première, abandonnant son flagelle à l'extérieur 14 3. A ce moment, l'ovule exsude un liquide qui soulève sa membrane (*membrane vitelline*, *liquide périvitellin* 15).

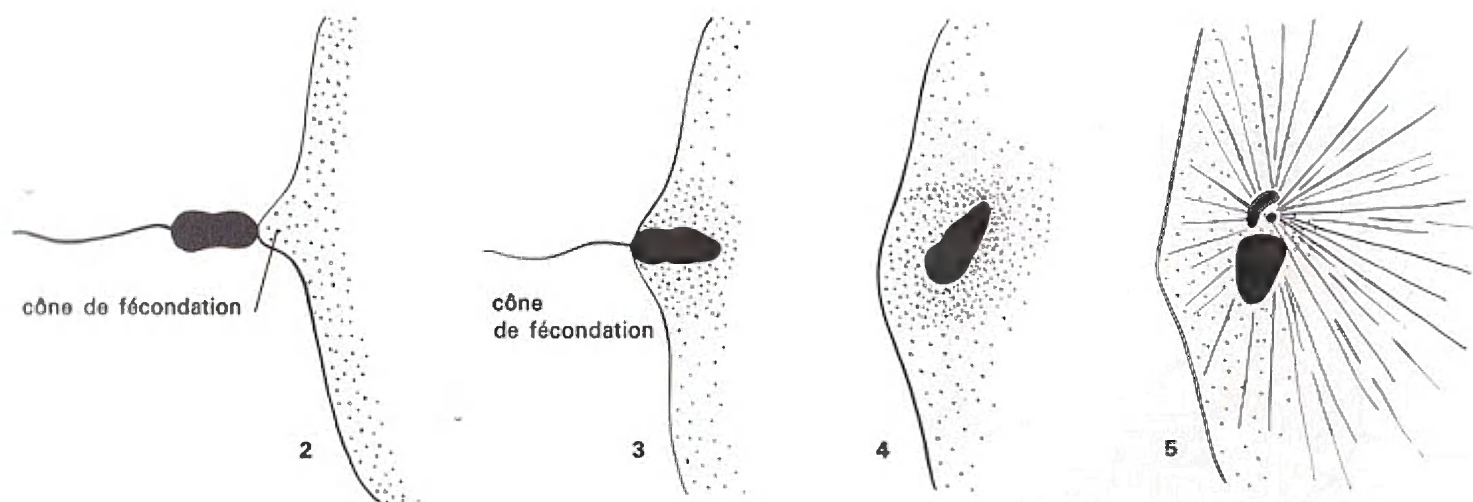
Dans le cytoplasme de l'ovule 14 5, le noyau du spermatozoïde, jusque là compact, devient vésiculeux et son centrosome antérieur s'entoure d'un aster ; ce *pronucleus mâle* s'approche du noyau de l'ovule (*pronucleus femelle*) et les deux pronucleus fusionnent. La fécondation est faite, l'ovule fécondé est maintenant un *œuf* 15 .

La fécondation est immédiatement suivie par une première division, puis par une seconde, etc. (*segmentation* figure 2 , page 189) ; l'œuf devient un massif cellulaire qui, par différenciation des tissus, donnera une larve d'Oursin. Cette larve nageuse mène d'abord une vie errante ; par une métamorphose compliquée, elle devient ensuite un Oursin.

1. Le filament acrosomial a été observé (au microscope électronique) chez les Échinodermes et chez les Mollusques. On ne sait pas encore s'il s'agit d'un fait général.



- 15** Fécondation chez l'Oursin.
1 à 3 : déplacement du pronucleus ♂ (mâle), dédoublement du centrosome et formation de deux asters ;
4 : fusion des pronucleus, les deux centrosomes s'écartent entourés chacun de l'aster correspondant ;
5 : première division de l'œuf (diamètre : 100 μ).



Ainsi, l'entrée d'un spermatozoïde dans l'ovule a :

- réveillé l'activité physiologique de ce dernier (perméabilité de la membrane, échanges gazeux brusquement augmentés, etc.) ;
- déclenché, après fécondation, la division cellulaire.

Remarque. On a observé que l'action d'un grand nombre de spermatozoïdes est nécessaire pour qu'un seul, finalement, puisse pénétrer. Dès que cette pénétration est réalisée, les spermatozoïdes cessent d'être attirés par l'ovule.

● Autres exemples de fécondations

La figure 16 montre l'entrée d'un spermatozoïde dans un ovocyte d'*Ascaris*. Cette fécondation se fait dans l'oviducte d'un individu femelle, après accouplement avec un individu mâle.

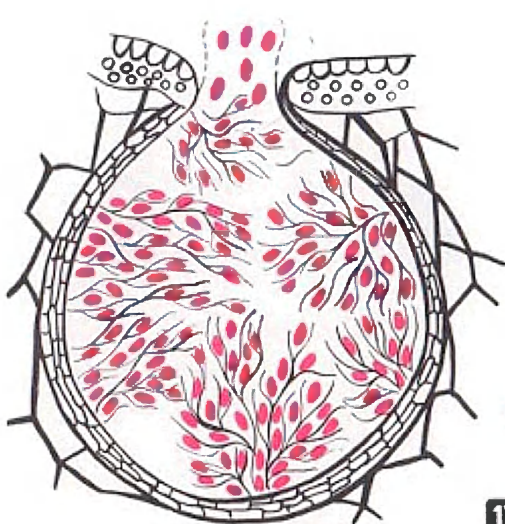
● Fécondation chez le *Fucus*

Découverte de Thuret

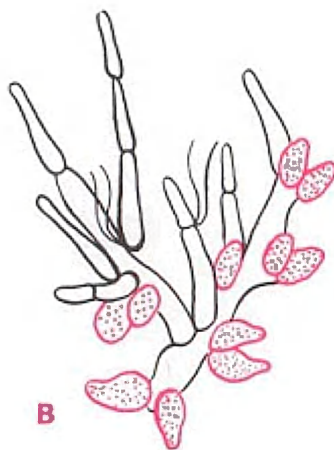
L'action de gamètes mâles sur les gamètes femelles, phénomène si important et si général dans le règne végétal et dans le règne animal, fut observée pour la première fois en 1854, en France, par l'algologue Thuret, avec le *Fucus*. La fécondation était restée jusqu'à cette date objet de controverse, faute d'expériences précises. Thuret découvrit la « danse » des anthérozoïdes autour des oosphères et démontra l'intervention nécessaire des gamètes mâles pour la « fertilisation » des gamètes femelles. Il n'observa pas la fusion des gamètes ; esclave d'idées préconçues, il nia même cette fusion. La fécondation fut observée quelques années plus tard chez les Oursins.

Pénétration de spermatozoïde dans un ovocyte d'*Ascaris*.





A



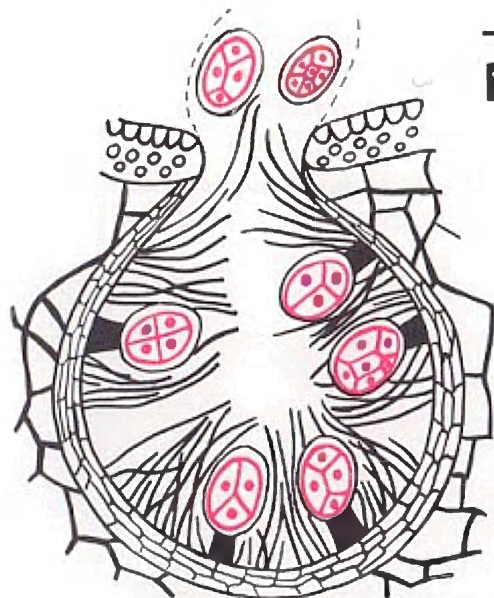
B



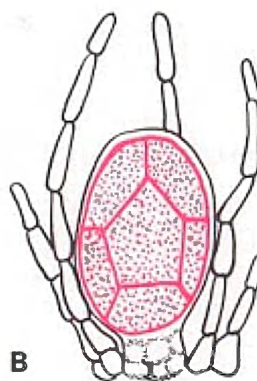
C

- 17** A: Conceptacle femelle
B: Un oogone contenant 8 oosphères (en rouge)
C: Les 8 oosphères développées dans la paroi interne de l'oogone.

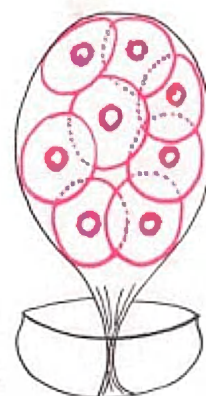
Reproduction du *Fucus vésiculeux*.



A



B



C

- 18** A: Conceptacle mâle
B: Quelques filaments d'un conceptacle mâle de fucus avec ses anthéridies (en rouge)
C: Une anthéridie s'ouvre dans la mer.

La fécondation chez le *Fucus* rappelle beaucoup celle qui se fait chez l'Oursin.
- Les organes reproducteurs se forment à l'intérieur de *conceptacles* de 1 mm de diamètre groupés sur des renflements reproducteurs à l'extrémité de certains rameaux (page 191).

Un conceptacle mâle contient de nombreux filaments ramifiés portant latéralement des **anthéridies** 17 A et B. Chaque anthéridie produit 64 **anthérozoïdes** ciliés, 17 C et 19 C.

Un conceptacle femelle renferme des filaments stériles et des organes femelles ou **oogones** 18 A et B. Chaque oogone produit 8 **oosphères**, sphériques, beaucoup plus volumineuses que les anthérozoïdes 18 C et 19 C. Les oosphères renferment des réserves nutritives et sont incapables de mouvement. Les deux sortes de gamètes sont donc très dissemblables (hétérogamie).

- A maturité, anthéridies d'une part, oogones d'autre part, se détachent de leurs pédoncules et se rassemblent à l'orifice de leurs conceptacles respectifs. On voit alors, à marée basse, les renflements reproducteurs recouverts d'une gelée rouge-orangé sur les *Fucus* mâles, brun-vert sur les *Fucus* femelles. A marée haute, anthéridies et oogones sont emportées par l'eau.

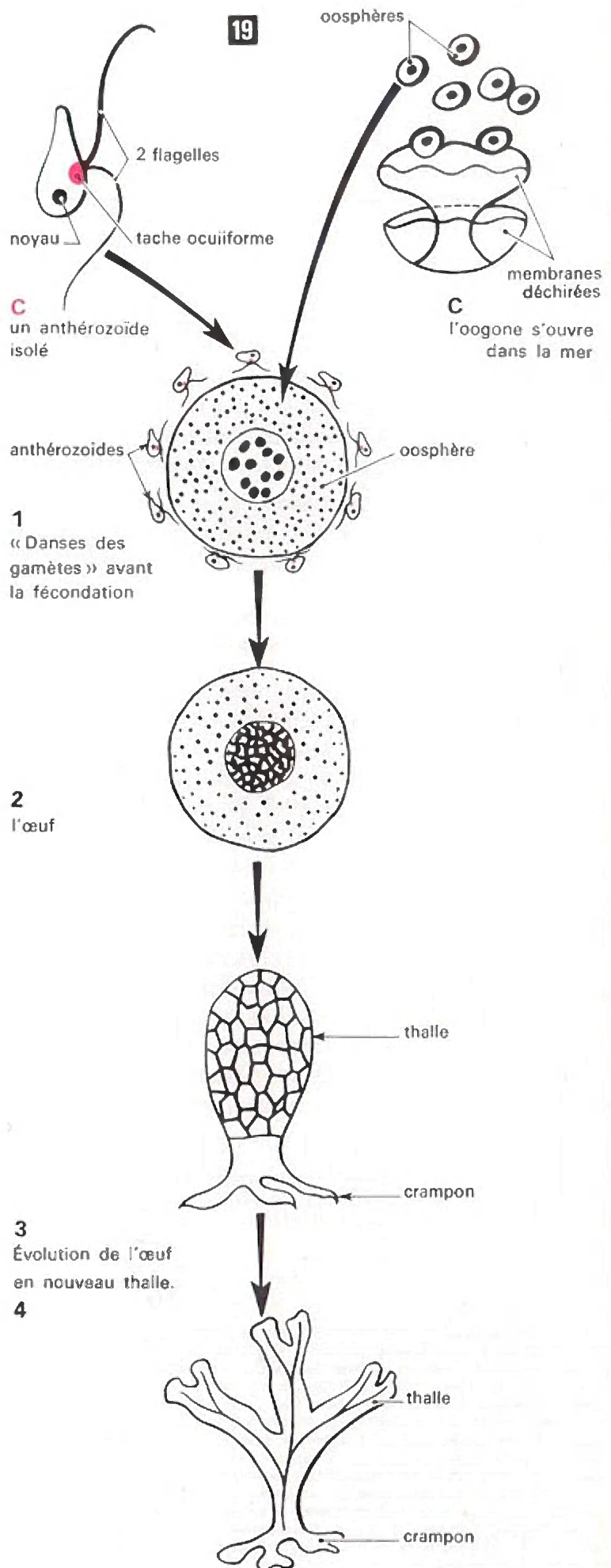
Peu de temps après, les unes et les autres s'ouvrent, libérant les gamètes 17 C, 18 C, et 11 page 192.

Les anthérozoïdes, attirés par *chimiotactisme positif*, entourent les oosphères qu'ils font tourner rapidement sous le battement de leurs cils (« danses des gamètes ») 19 1. L'un d'eux pénètre dans l'oosphère. Tout devient immobile, puis les anthérozoïdes restant en dehors s'éloignent (*chimiotactisme négatif*). La fécondation s'achève par fusion des noyaux. Il y a formation d'un œuf 19 2 qui finit par tomber sur un support solide où, par de nombreuses mitoses, il se développe en un nouveau *Fucus* 19 3 et 4.

Nous verrons dans les chapitres 15 puis 16 d'autres exemples de fécondations : dans l'espèce humaine puis chez les Spermaphytes.

• Généralisation

Quelle que soit l'espèce étudiée, animale ou végétale, la fécondation consiste en une fusion complète d'un gamète ♂ et d'un gamète ♀ et en particulier de leurs noyaux (*caryogamie*). La cellule nouvelle qui en résulte, appelée *œuf*, se divise et donne naissance à un nouvel individu.



● Nécessité d'une réduction chromatique

Le nouvel individu¹ est formé de cellules qui renferment les $2n$ chromosomes caractéristiques de l'espèce (page 181) : 24 chez le Lis, 4 chez l'*Ascaris*, 46 dans l'espèce humaine, etc. Or, la fécondation unit les chromosomes de deux gamètes. Si chacun des gamètes apportait $2n$ chromosomes, l'œuf et les cellules en dérivant auraient $4n$ chromosomes et nous verrions à la génération suivante des cellules à $8n$ chromosomes, puis un nombre de chromosomes continuant à doubler à chacune des générations nouvelles.

La constance du nombre des chromosomes dans une espèce donnée implique qu'à un certain moment il y ait réduction de moitié du nombre des chromosomes, on dit encore réduction chromatique.

● Place de la réduction chromatique et cycle chromosomique chez les animaux pluricellulaires (Métazoaires)

Les études cytologiques ont montré que chez un grand nombre d'espèces de Métazoaires la réduction chromatique se produit au moment de la formation des gamètes.

- La figure 20 schématise l'évolution des cellules sexuelles ♂ d'un animal. Les glandes génitales donnent de petites cellules à $2n$ chromosomes (cellules diploïdes) appelées *spermatogonies*. Les spermatogonies se multiplient (phase de multiplication) puis s'accroissent légèrement, devenant des *spermatocytes de 1^{er} ordre* (phase d'accroissement). Chacun de ces derniers se divise. C'est alors que survient une **réduction chromatique** qui peut, *très schématiquement*, se résumer de la manière suivante ; les deux chromosomes d'une même paire se rapprochent l'un de l'autre (appariement). Dans chaque spermatocyte de 1^{er} ordre qui se divise, la fissuration de chaque chromosome reste incomplète. Dans chaque couple de chromosomes, l'un émigre à un pôle de la cellule, l'autre émigre à l'autre pôle 21 4. Chaque spermatocyte de 2^e ordre ne contient plus que n chromosomes (*cellule haploïde*) au lieu de $2n$. Cette division est dite *réductionnelle*.

1. Nous n'envisageons ici que le cas des plantes supérieures et celui des animaux.

21

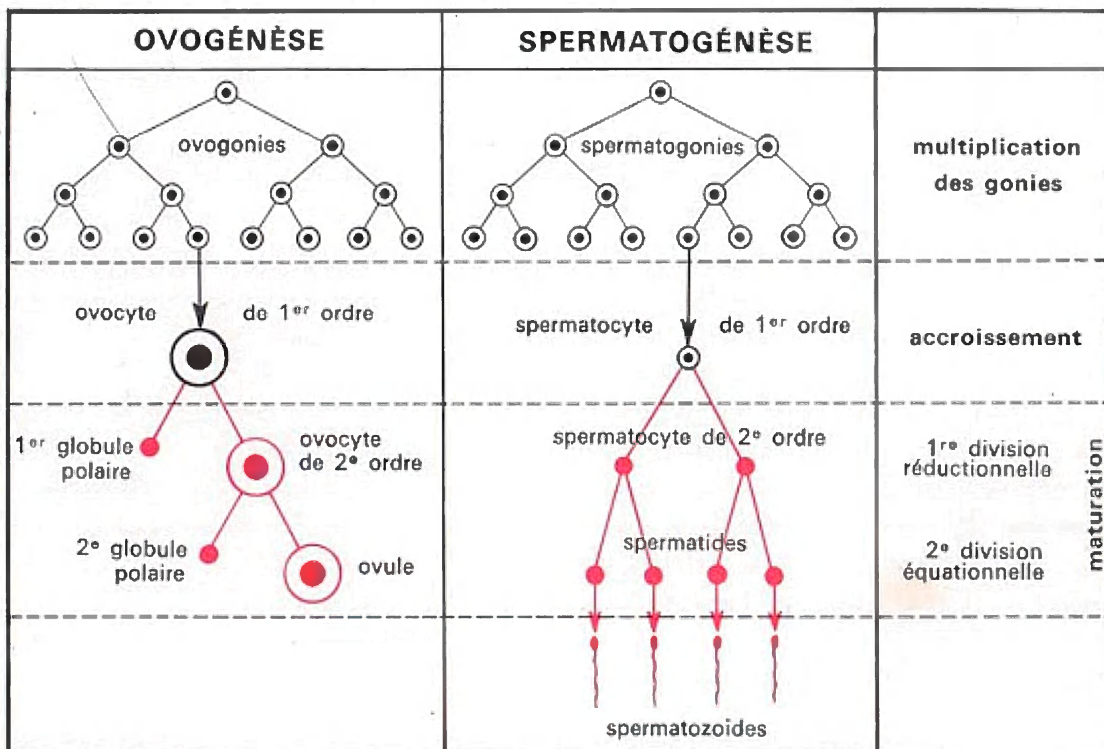
Division réductionnelle: Une cellule diploïde (à $2n$ chromosomes) donne deux cellules haploïdes A et B à un seul lot de chromosomes. Dans cet exemple théorique à 3 paires de chromosomes, nous avons figuré les chromosomes d'origine paternelle en noir, ceux d'origine maternelle en blanc. Pour simplifier nous avons fait abstraction: a) de la fissuration de chaque chromosome en 2 chromatides (qui ne se sépareront que lors de la 2^e division); b) des échanges possibles de segments entre chromosomes homologues pendant leur appariement (ce qui conduit à des recombinaisons diversifiant encore plus les gamètes). En 5, les 2 cellules-filles A et B ne sont pas identiques (A a reçu 2 chromosomes d'origine paternelle et 1 d'origine maternelle; c'est l'inverse pour B). Chacune de ces cellules-filles va se diviser immédiatement (division équationnelle).



6 chromosomes
en 3 paires



appariement des chromosomes
homologues

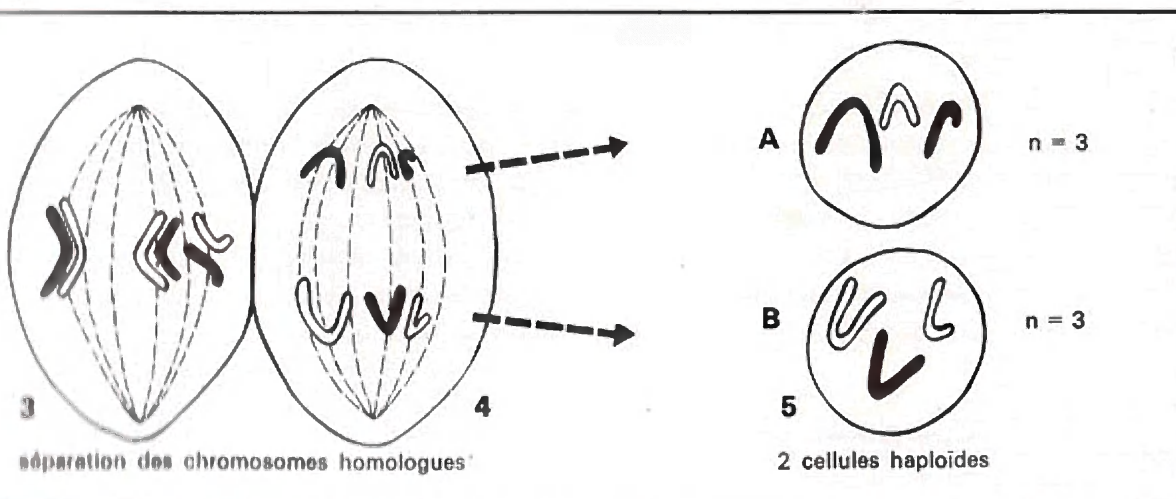


20 Schéma de la gamétogénèse. En noir : cellules sexuelles diploïdes. En rouge : cellules haploïdes. Dans de nombreuses espèces, le premier globule polaire se divise comme l'ovocyte de 2^e ordre.

Avant même que les noyaux ne se soient reconstitués entièrement la fission des chromosomes s'achève, permettant une deuxième division (*division équationnelle*) qui donne deux *spermatozoïdes* à n chromosomes. Chaque spermatozoïde subit enfin une différenciation structurale importante qui en fait un *spermatozoïde*. Une 3^e phase (phase de maturation) est terminée.

- Les trois phases de *multiplication*, *accroissement*, *maturation*, se retrouvent dans la formation des ovules **20**. La réduction chromatique se place, là aussi, à la première division de la phase de maturation. Trois différences sont cependant à signaler :

a. l'accroissement des *ovogonies* est beaucoup plus important que celui des *spermatogonies* et conduit à des *ovocytes de 1^{er} ordre* relativement volumineux, par accumulation de substances nutritives dans le cytoplasme ;



b. la division réductionnelle **22** d'un ovocyte de 1^{er} ordre donne un *ovocyte de 2^e ordre* et une petite cellule dite 1^{er} *globule polaire* qui dégénère (figure **5** page 190) ;

c. la division d'un ovocyte de 2^e ordre (division équationnelle) donne un *ovule* et un 2^e *globule polaire* qui dégénère¹.

- Dans les deux lignées (♂ et ♀), la phase de maturation comprend deux divisions cellulaires dont l'une avec réduction chromatique (mitose réductionnelle). Elle a pour résultat la production de gamètes à n chromosomes. L'ensemble de ces deux divisions est appelé **méiose** (du grec *meiôn*, moindre).

La fécondation ramène au nombre diploïde ($2n$) les chromosomes. Les mitoses suivantes maintiennent ce nombre. En tenant compte du matériel chromosomique, la reproduction d'un Métazoaire peut se résumer en un cycle appelé **cycle chromosomique** **23** qui comprend deux tronçons : une *phase haploïde* (cellules sexuelles à n chromosomes), une *phase diploïde* qui commence à la fécondation et qui correspond à l'animal entier, à l'exception de ses cellules sexuelles haploïdes.

● Place de la réduction chromatique et cycle chromosomique chez les plantes

- Chez le *Fucus*, la méiose se place, comme chez les animaux, à la formation des gamètes : dans les anthéridies d'une part, dans les oogones d'autre part. Anthérozoides et oosphères sont des cellules haploïdes.

Il s'ensuit que le cycle chromosomique du *Fucus* rappelle beaucoup celui d'un Métazoaire **24**.

Vous remarquerez néanmoins une légère différence : après la méiose la formation des gamètes femelles se fait à la suite d'une nouvelle mitose ; il faut quatre mitoses après la méiose pour la formation des gamètes mâles.

L'haplophase est donc un peu plus importante chez les Algues brunes que chez les animaux. Elle est de durée bien plus longue chez la plupart des autres plantes : Champignons, Fougères, Mousses et Spermaphytes (page 225). Retenez que, chez les végétaux, il y a d'assez grandes variations quant à l'importance relative de chacun des deux tronçons du cycle chromosomique.

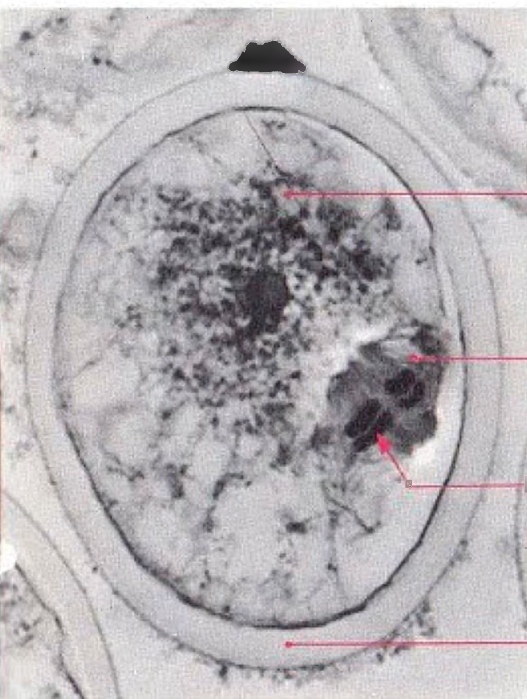
● Schéma général de la reproduction sexuée

La reproduction sexuée peut se résumer par la figure **25**. *Phénomène quasi universel dans le monde vivant, elle se fait avec un mécanisme d'une grande uniformité.*

● Parthénogenèse

On nomme *parthénogenèse* (grec, *parthénos* : vierge et *génésis* : genèse) la formation d'un être vivant à partir d'un ovule non fécondé. La *parthénogenèse naturelle* se rencontre dans les deux règnes, animal et végétal, soit chez des espèces à fécondation habituelle, soit chez certaines espèces plus régulièrement parthénogénétiques (Pucerons, par ex). En général, les ovules ont $2n$ chromosomes. S'il s'agit d'ovules haploïdes (à n chromosomes), le nombre diploïde reparaît habituellement, plus ou moins tôt, chez l'embryon en cours de développement.

1. Les deux divisions de maturation peuvent avoir lieu : soit toutes les deux avant la pénétration d'un spermatozoïde (cas de l'Oursin) ; soit, la première avant et la seconde après la pénétration d'un spermatozoïde (cas des Mammifères) ; soit toutes les deux après la pénétration d'un spermatozoïde (cas de l'*Ascaris* C).



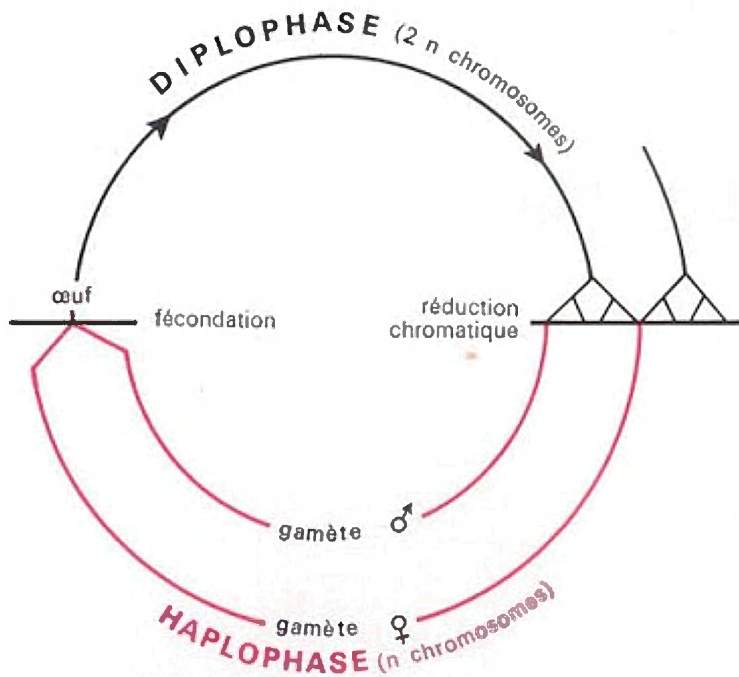
noyau du spermatozoïde

fuseau achromatique

noyau de l'ovocyte I

coque de l'œuf

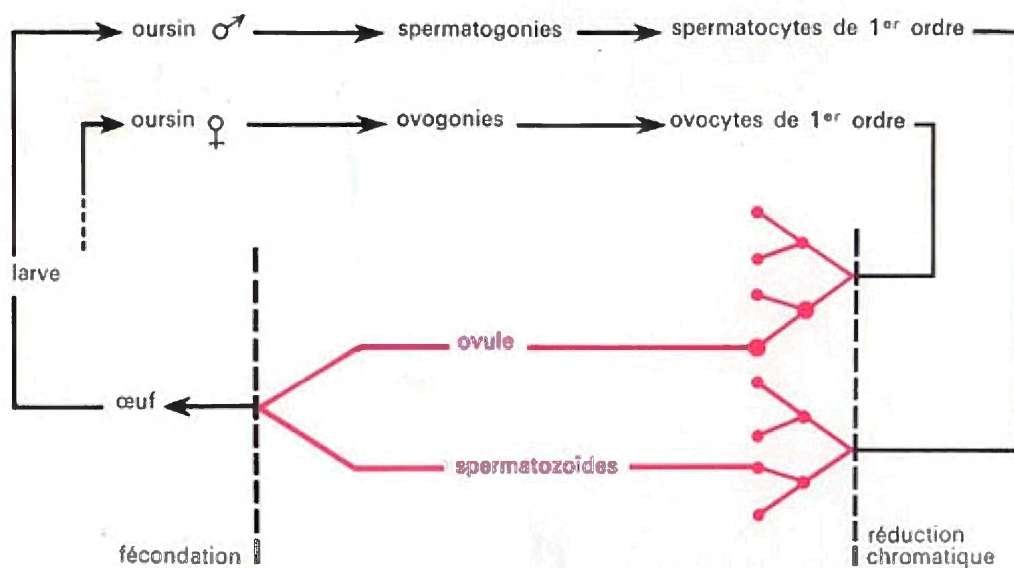
22 Première division de maturation de l'ovule d'*Ascaris*. 4 chromosomes appariés 2 à 2 à l'équateur du fuseau achromatique (un de chaque paire va être ensuite éliminé par formation du premier globule polaire).



25 Schéma de la reproduction sexuée.

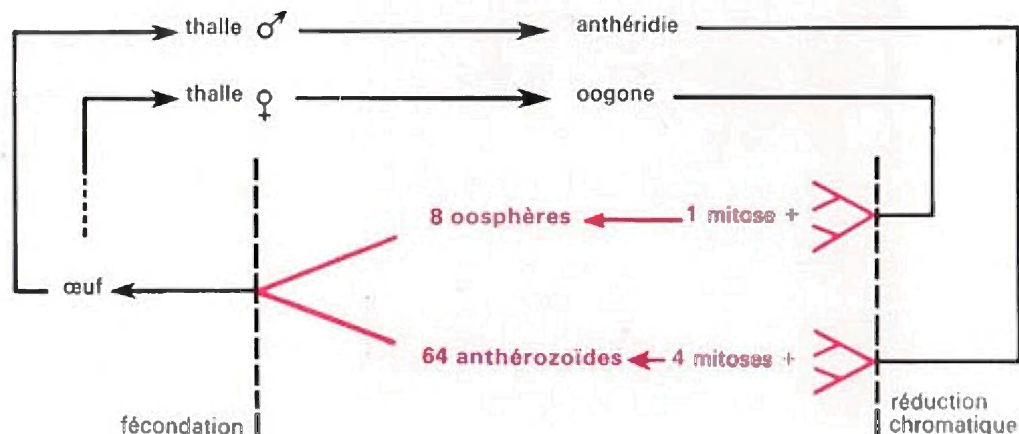
DIPLOPHASE $2n$
HAPLOPHASE n

23 Cycle chromosomique de l'Oursin et de tout Métazoaire.



DIPLOPHASE $2n$
HAPLOPHASE n

24 Cycle chromosomique du *Fucus vésiculeux*.



15. La reproduction des Mammifères

Les pages qui suivent sont destinées à préciser vos connaissances sur la reproduction des Mammifères, de l'espèce humaine en particulier.

1 EXAMEN D'UNE PRÉPARATION MICROSCOPIQUE DE TESTICULE DE RAT (préparation du commerce).

Il s'agit d'une coupe fine (épaisseur de 4 à 6 microns) de testicule et, parfois, d'épididyme (figure 13 page 12) (les canaux qui constituent ce dernier contiennent seulement des spermatozoïdes identiques à ceux de la figure 3 page 190). Le but de votre étude est de retrouver dans la gonade mâle les différentes étapes de la formation des spermatozoïdes (voyez le tableau 20, page 199).

● Schéma d'ensemble de la préparation (observée à l'œil nu puis à la loupe).

Délimitez par des traits simples les différentes parties de la coupe :

- nombreux *lobules testiculaires* (figure 8, page 206), séparés les uns des autres par des *cloisons conjonctives* ;
- dans chaque lobule : nombreuses sections de *tubes séminifères* 1 ;
- entre les tubes séminifères : *tissu interstitiel*.

● Schéma d'un lobule testiculaire (observé avec les objectifs faible et moyen du microscope).

Distinguez :

- *gaine conjonctive* avec vaisseaux sanguins ;
- *tissu interstitiel* avec capillaires sanguins ;
- *tubes séminifères* : ils apparaissent sectionnés selon diverses orientations ; chaque section possède une limite nette 1, une lumière interne mal délimitée contenant parfois des mèches de filaments, une paroi granuleuse ; les différentes sections n'ont pas le même aspect car, dans les différentes parties d'un même tube, les cellules sexuelles ne sont pas au même stade d'évolution.

● Étude de coupes transversales de tubes séminifères (objectif fort).

Rechercher des sections présentant l'aspect des figures 2 et 3.

a. Section contenant des spermatozoïdes formés ou presque 2.

On pourra distinguer, en général, de la périphérie vers le centre :

- une couche de *spermatogonies* : cellules à petit noyau granuleux ; de place en place, dans ce cercle, une cellule à noyau plus clair avec gros nucléole, dite *cellule de Sertoli* ;
- *spermatocytes de 1^{er} ordre* en voie de division réductionnelle (prophase surtout) :



cellules à gros noyau dont les chromosomes, sectionnés par le rasoir, apparaissent sous forme de granulations épaisses ;

- *spermatocytes de 2^e ordre* (rares) et surtout *jeunes spermatides* : nombreuses cellules à petit noyau clair (membrane nucléaire nette) ; une grosse granulation noire est parfois visible à côté du noyau ;

- *spermatozoïdes* répartis en faisceaux : leur tête plonge entre les jeunes spermatides ; leurs longs flagelles sont tournés vers la lumière du tube.

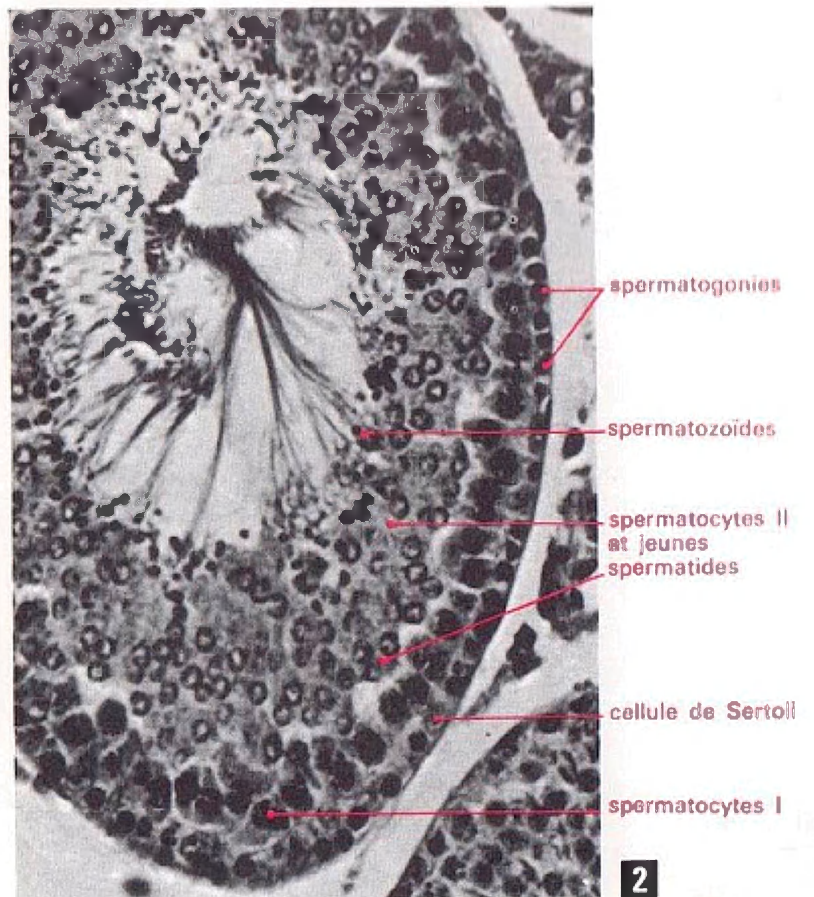
Remarque : les spermatocytes de 2^e ordre (un peu plus gros que les jeunes spermatides) n'ont qu'une existence brève, la division équationnelle survenant immédiatement après la division réductionnelle qui leur a donné naissance ; vous avez peu de chance de pouvoir les observer.

b. Section contenant des spermatides en voie de transformation **3**.

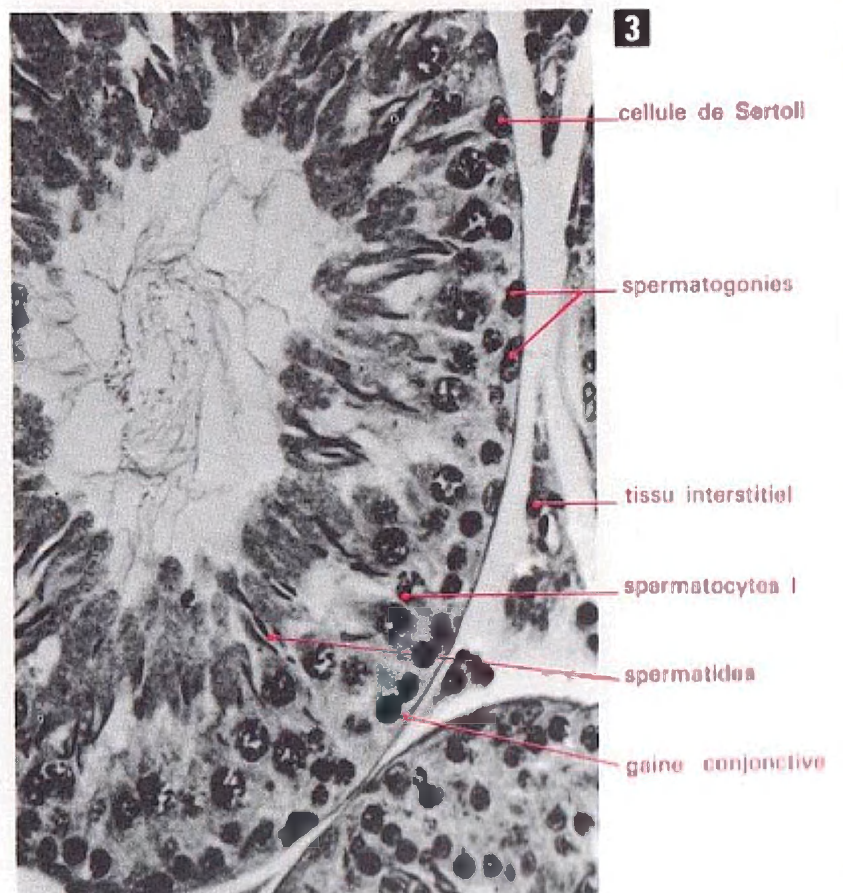
Observez de la périphérie vers le centre :

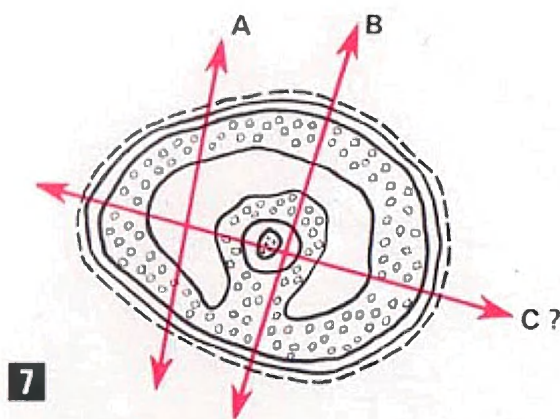
- *spermatogonies et cellules de Sertoli* ;
- *spermatocytes de 1^{er} ordre* (le plus souvent en prophase) ;
- *spermatides évoluées* : elles ont l'aspect de grosses virgules et sont enchâssées, en faisceau, par leur tête, dans le prolongement d'une cellule de Sertoli ; pour essayer de voir leurs relations avec les cellules de Sertoli cherchez une section bien perpendiculaire à la paroi du tube séminifère (figure **9**, page 206).

Ces deux aspects d'une section transversale de tube séminifère sont les plus faciles à repérer. Naturellement, il existe d'autres stades évolutifs que vous pourrez interpréter en utilisant les données fournies par les fig. **2** et **3**. Figurez un secteur particulièrement représentatif de chacune des sections observées et notez, dans la légende, la formule chromosomique supposée ($2n$ ou n) des cellules représentées.



x 300





2 EXAMEN D'UNE PRÉPARATION MICROSCOPIQUE D'OVAIRE DE MAMMIFÈRE (lire les pages 206 à 211).

Dans l'ovaire des Mammifères, chaque cellule reproductrice se trouve au milieu de formations concentriques dont l'ensemble est appelé *follicule*.

Cette étude sera faite d'après une coupe du commerce réalisée dans un ovaire de rongeur (Souris, Lapin, par exemple). Chez ces animaux, en effet, plusieurs follicules mûrissent en même temps dans chaque ovaire et chaque préparation peut contenir une ou plusieurs coupes de follicules mûrs.

● Observation à l'œil nu puis à l'objectif faible : schéma d'ensemble

La préparation comporte parfois, à côté de l'ovaire proprement dit, la coupe du pavillon et d'un fragment de l'oviducte (figure 16, page 14). Repérez les différentes régions de l'ovaire 4 :

- à la périphérie (*zone corticale*) : les *follicules primaires* (A) ;
- dans une zone plus interne : de gros follicules, plus ou moins proches de la maturité (F) et des *corps jaunes* (J) ;
- au centre une *zone médullaire*, conjonctive, riche en vaisseaux.

● Étude d'un petit follicule 4 A

Recherchez, avec l'objectif moyen, parmi les petits follicules de la périphérie de l'ovaire un exemple de follicule primaire (une seule couche de cellules à la périphérie de l'ovocyte). Votre préparation contient certainement plusieurs de ces follicules ; mais, parce que l'ovocyte est une cellule relativement grosse, le rasoir n'est pas toujours passé au travers du noyau. Cherchez une section de follicule passant par le noyau de l'ovocyte. Évaluez le diamètre de l'ovocyte.

Dessinez ce follicule (cellules folliculaires ; membrane¹, cytoplasme, et noyau de l'ovocyte ; tissu conjonctif périphérique).

● Étude d'un follicule mûr 5 et 6

L'objectif moyen suffit ; ne risquez pas de détériorer ce follicule en utilisant l'objectif fort.

Les cellules folliculaires se sont multipliées (noyaux nombreux bien visibles, membranes cytoplasmiques généralement mal colorées dans la préparation). Au centre apparaît une cavité folliculaire plus ou moins spacieuse selon le développement du follicule (elle contient le liquide folliculaire). L'ovocyte est toujours présent, mais le rasoir a pu passer dans un plan latéral 7 A ; s'il est passé par l'ovocyte 7 B, 5 et 6, il n'a pas obligatoirement recoupé le noyau. De même l'orientation de la coupe par rapport au follicule peut être très variable. D'où la diversité des aspects possibles.

Autour du follicule proprement dit, d'aspect granuleux (*granulosa*), se trouve la thèque conjonctive ; thèque interne (cellules fusiformes à noyaux bien visibles, vaisseaux sanguins) et thèque externe (aspect fibreux).

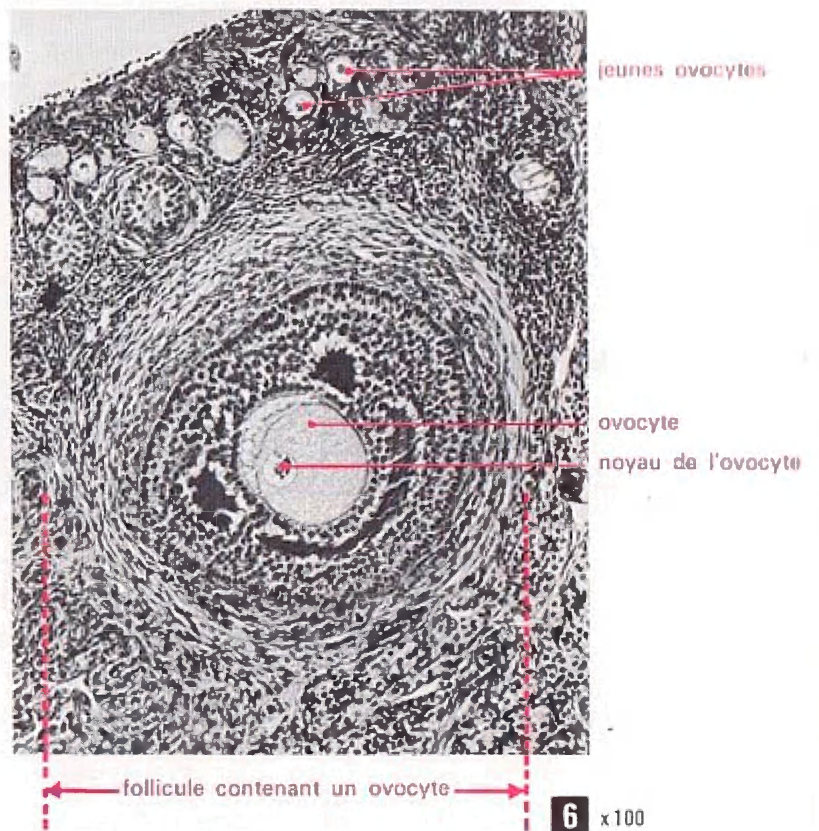
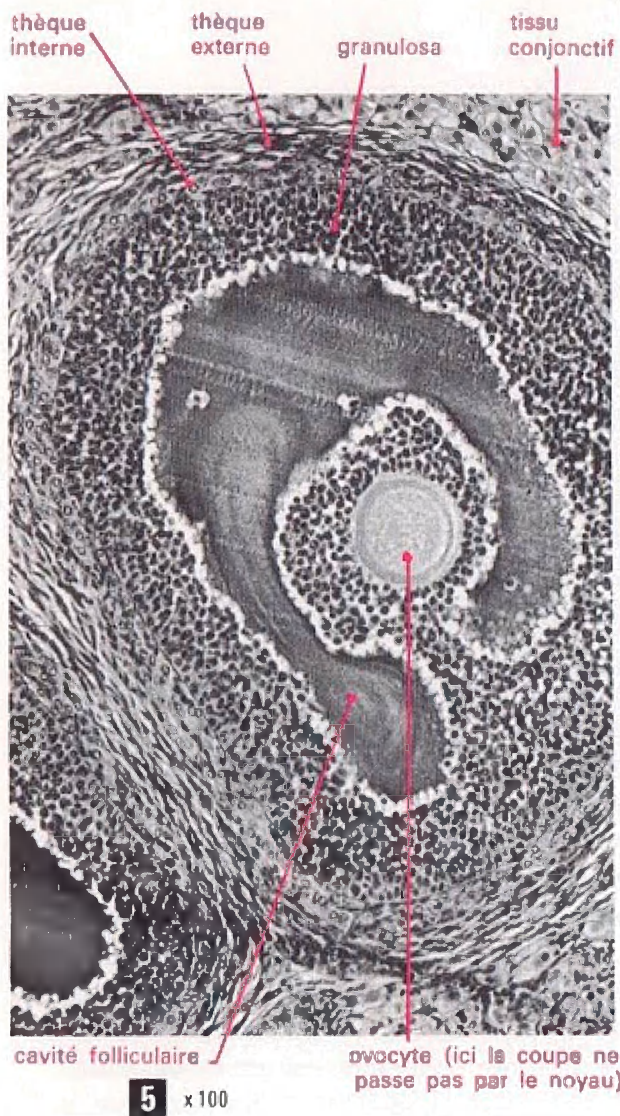
Cherchez dans la préparation, avec l'objectif moyen, une coupe de follicule comportant le maximum d'éléments visibles. Figurez-la sans changer d'objectif. Faites, à côté de votre dessin, un schéma analogue à la figure 7, sur lequel vous marquerez par un trait le plan correspondant à la coupe que vous avez étudiée. Diamètre de l'ovocyte ? (Remarquez l'augmentation de taille par rapport aux ovocytes des petits follicules.) Diamètre du follicule ?

Nota. Dans le follicule, le gamète ♀ est à l'état d'ovocyte (page 199). Les deux divisions de maturation (passage au stade ovule) auront lieu après l'ovulation (page 208).

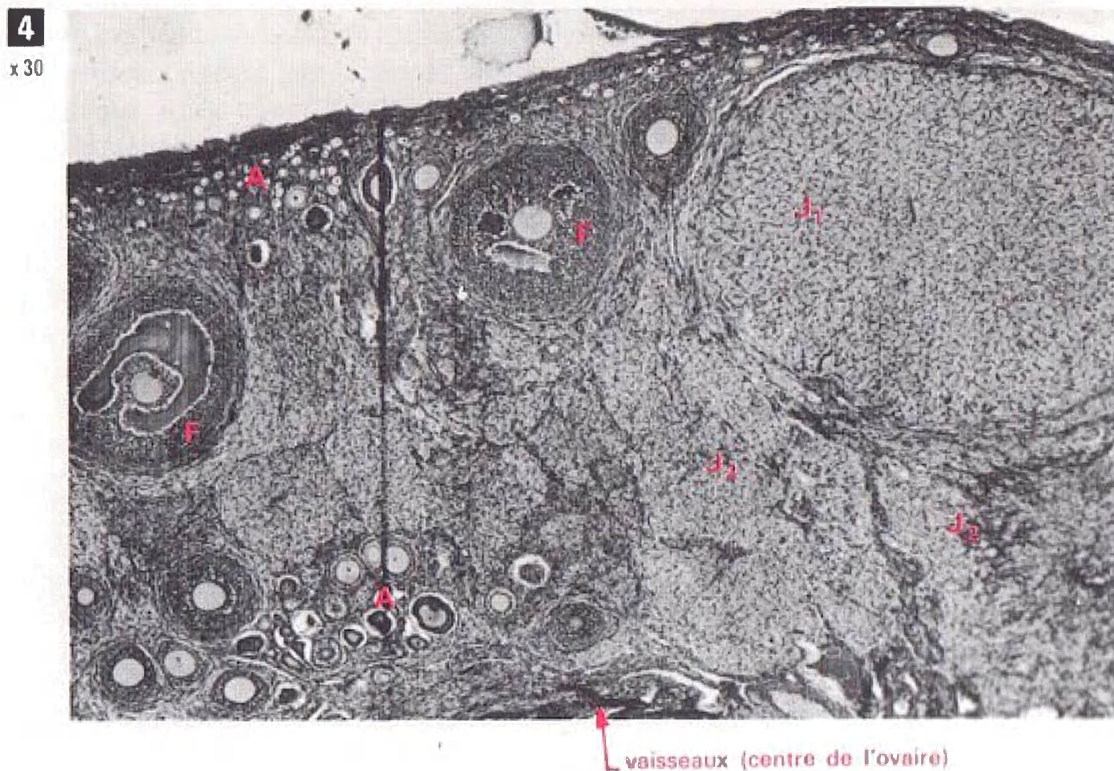
● Corps jaunes 4

Si votre préparation contient des corps jaunes, examinez-les. Ils peuvent être en voie de régression (J_2). Dessinez (objectif fort) un fragment d'un corps jaune bien développé (J_1).

1. L'ovocyte, outre la *membrane cytoplasmique*, est entouré de deux autres membranes : *membrane vitelline* et *membrane pellucide* ; il ne vous sera pas possible de les distinguer les unes des autres.



Coupe dans un ovaire de lapine (différents types de follicules).



Chez les Mammifères, l'union sexuelle a généralement pour conséquence le développement, dans l'utérus, d'un ou de plusieurs embryons (ou fœtus) protégés chacun par des annexes embryonnaires (figure 13, page 209).

Quel est le rôle joué par chaque parent dans la formation de ces « petits » qui, après un délai précis pour chaque espèce (*gestation*), vont être expulsés hors du corps de la mère (*naissance*) puis allaités par elle ?

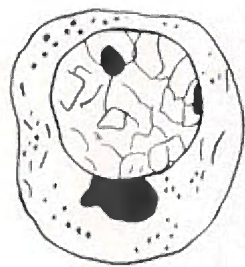
Ce rôle est demeuré énigmatique jusqu'à la fin du XIX^e siècle. On sait aujourd'hui que les petits des Mammifères et les enfants des Hommes naissent, comme les autres êtres vivants, du développement d'un œuf, cellule unique, formé par la fusion d'un ovule et d'un spermatozoïde (fécondation).

LES GONADES

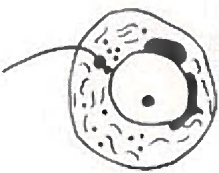
1 STRUCTURE ET FONCTION DES TESTICULES

Chaque gonade mâle 8 est constituée d'un grand nombre de *tubes séminifères*. L'étude pratique d'une coupe de testicule vous a montré (page 202) que les différentes phases de la spermatogénèse (figure 20, page 199) ont pour siège la paroi des tubes séminifères. Les cellules externes de chaque tube sont de type banal et diploïde (c'est-à-dire à $2n$ chromosomes), ce sont des *spermatogonies* qui se divisent activement. Les cellules filles, situées plus profondément dans la paroi du tube, grandissent légèrement et deviennent des *spermatocytes de 1^{er} ordre*. Alors une division réductionnelle (première étape de la maturation) donne naissance à des cellules haploïdes, les *spermatocytes de 2^e ordre*, qui, très rapidement, se divisent à leur tour (deuxième étape de la maturation) pour donner les *spermatides*. Nourries par les cellules de Sertoli 9, les spermatides subissent une véritable métamorphose 10 : chacune devient un *spermatozoïde* qui sera libéré dans la lumière du tube.

Les gamètes mâles sont produits en nombre considérable : 1 ml de sperme humain en contient normalement 200 à 300 millions.



spermatocyte II

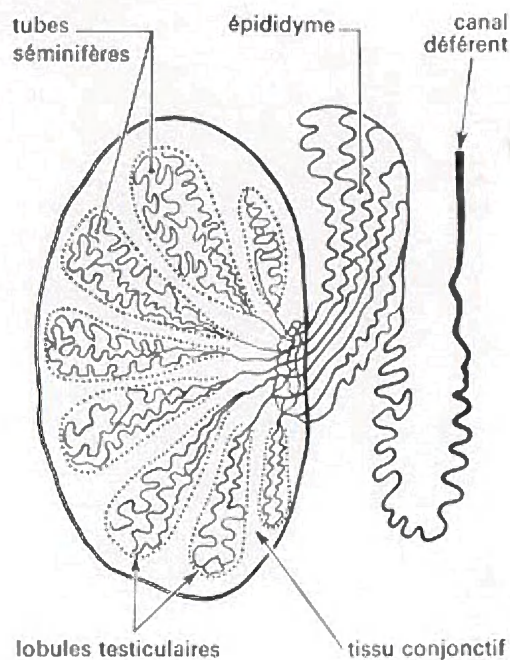


spermatides jeunes



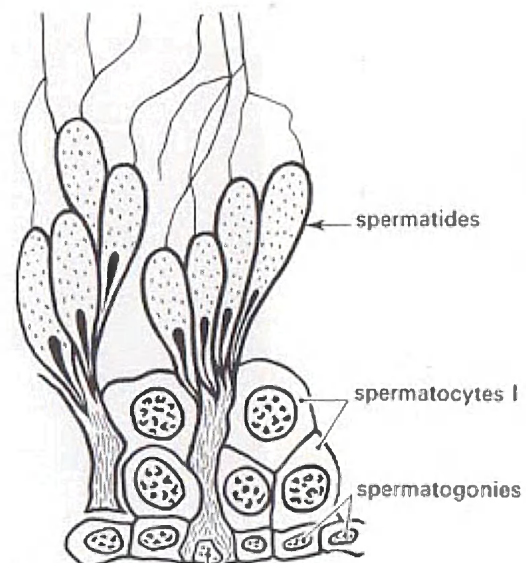
10 spermatide

Transformation des spermatides en spermatozoïdes.

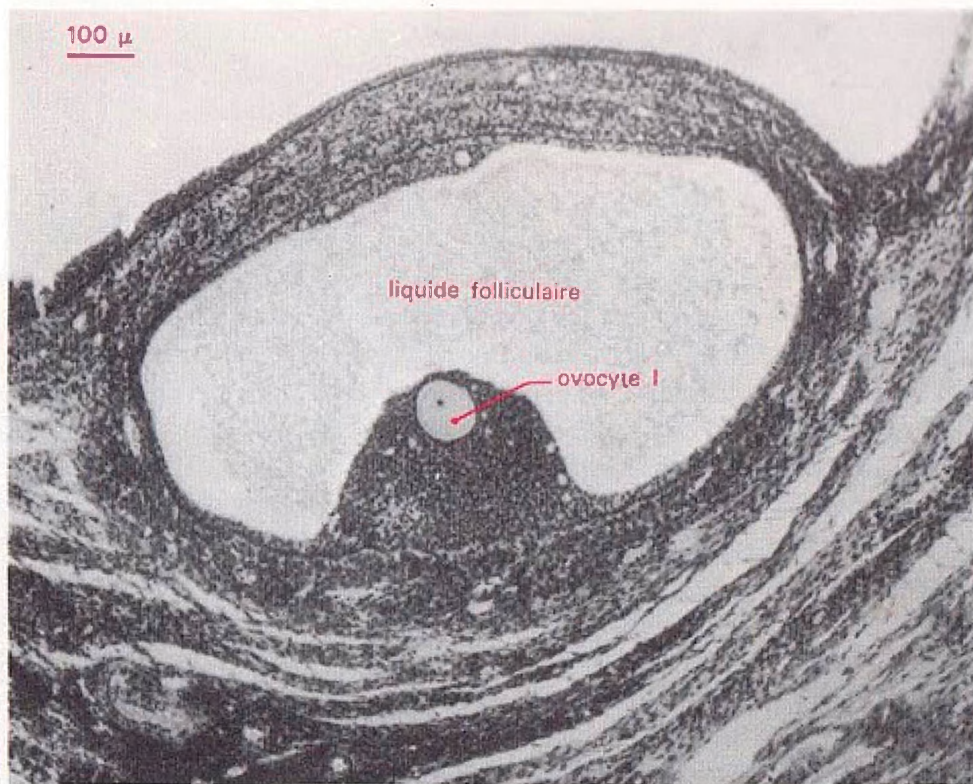


Structure schématique d'un testicule.

8



9 cellule de Sertoli



Entre les tubes séminifères, enveloppés chacun par une gaine conjonctive, se trouvent des *cellules interstitielles* qui sécrètent une hormone (page 118), la *testostérone*, contrôlant les caractères sexuels secondaires (barbe, voix mâle, psychisme masculin, etc.¹).

A peu près continue chez l'espèce humaine, les Rongeurs, les Bovins..., la spermatogénèse ne se produit, chez la plupart des Mammifères, que pendant les périodes de reproduction.

2 STRUCTURE ET FONCTIONS DE L'OVAIRE

Les gamètes femelles des Mammifères sont en nombre beaucoup plus restreint que les spermatozoïdes. L'ovogénèse commence avant la naissance et chaque ovaire de l'embryon femelle contient quelques centaines de mille *ovocytes de 1^{er} ordre* dont la croissance n'est pas achevée. Leur nombre diminue peu à peu ; il n'y en a plus que seize mille chez l'adolescente, cinq mille chez l'adulte. Parmi ceux-ci, 300 ou 400 seulement seront effectivement pondus dans le cas de l'espèce humaine (un tous les 28 jours environ, de la *puberté* à la *ménopause* : page 211).

Seule la zone périphérique des ovaires contient des ovocytes entourés chacun d'un *follicule* **11**, vésicule arrondie découverte au XVII^e siècle par le Hollandais de Graaf. Sur une coupe d'ovaire, il est possible de voir un grand nombre de follicules à des stades d'évolution différents. Chacun contient un ovocyte qui mesure lorsque sa croissance est terminée 180 μ de diamètre dans l'espèce humaine.

De forme sphérique, cette cellule (figure 13, page 193) est entourée de membranes (note 1, page 204) ; elle est beaucoup plus riche en cytoplasme que le spermatozoïde, son noyau est bloqué à la prophase de la 1^{re} division de la méiose. Dans

1. Les différents organes de l'appareil reproducteur constituent les *caractères sexuels primaires*. Tout embryon possède d'abord des gonades non différenciées qui deviendront des testicules ou des ovaires sous l'influence des facteurs héréditaires de la détermination du sexe (page 276). Chez les embryons mâles normaux la sécrétion de testostérone induit le développement d'organes reproducteurs de type mâle. Chez les embryons qui ne produisent pas assez de testostérone (mâles anormaux et femelles normales) se développent des organes reproducteurs de type femelle.

les follicules les plus petits, chaque ovocyte est entouré d'une couche discontinue (*follicule primordial*) ou continue (*follicule primaire*) de cellules cubiques basses (*cellules folliculaires*). Au cours de l'accroissement ultérieur du follicule, l'ovocyte atteint sa taille définitive, il se produit autour de lui une multiplication des cellules folliculaires (*granulosa*) tandis que se délimitent autour d'elles des enveloppes formées de plusieurs couches de cellules (*thèque interne et thèque externe*) (figure 5, page 205). Le follicule est alors creusé d'une cavité remplie de liquide folliculaire. Les follicules mûrs humains atteignent la taille d'une cerise. Chaque mois, un ovule achève sa première division de maturation puis est expulsé dans le pavillon de la trompe par la rupture du follicule (*ovulation*) 12. Il est poussé par le battement des cils dont est tapissé l'oviducte : c'est une cellule en état d'inertie physiologique, incapable d'échanges avec le milieu qui l'entoure.

Deux cas peuvent alors se présenter :

- Si l'ovule est fécondé (par un spermatozoïde), il termine sa maturation en expulsant son deuxième globule polaire (figure 20, page 199), son inertie disparaît ; devenu œuf par la fusion des deux pronucleus, il commence à se diviser tandis qu'il continue son chemin, pour aller se loger dans l'épaisseur de la muqueuse utérine et devenir un embryon 13.
- Si l'ovule n'est pas fécondé, il dégénère sans laisser de traces.

De toutes façons le follicule rompu devient dans l'ovaire un *corps jaune*. De durée éphémère s'il n'y a pas eu fécondation (une dizaine de jours), il persistera au contraire plusieurs mois pendant la gestation.

Remarque

Un sperme qui contient moins de 60 millions de spermatozoïdes par ml n'est pas fécondant, peut-être parce que chaque spermatozoïde produit une infime quantité d'une enzyme nécessaire à la résorption des barrières diverses (mucus, cellules folliculaires...) que les spermatozoïdes peuvent avoir à franchir pour atteindre l'ovule.

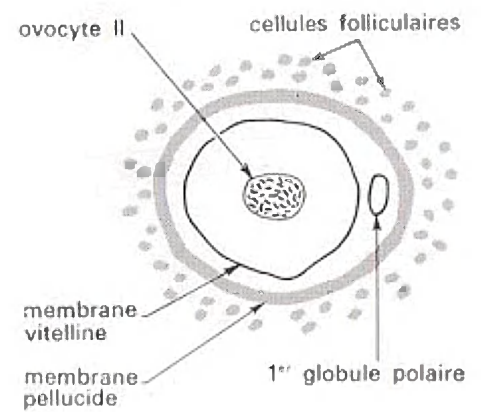
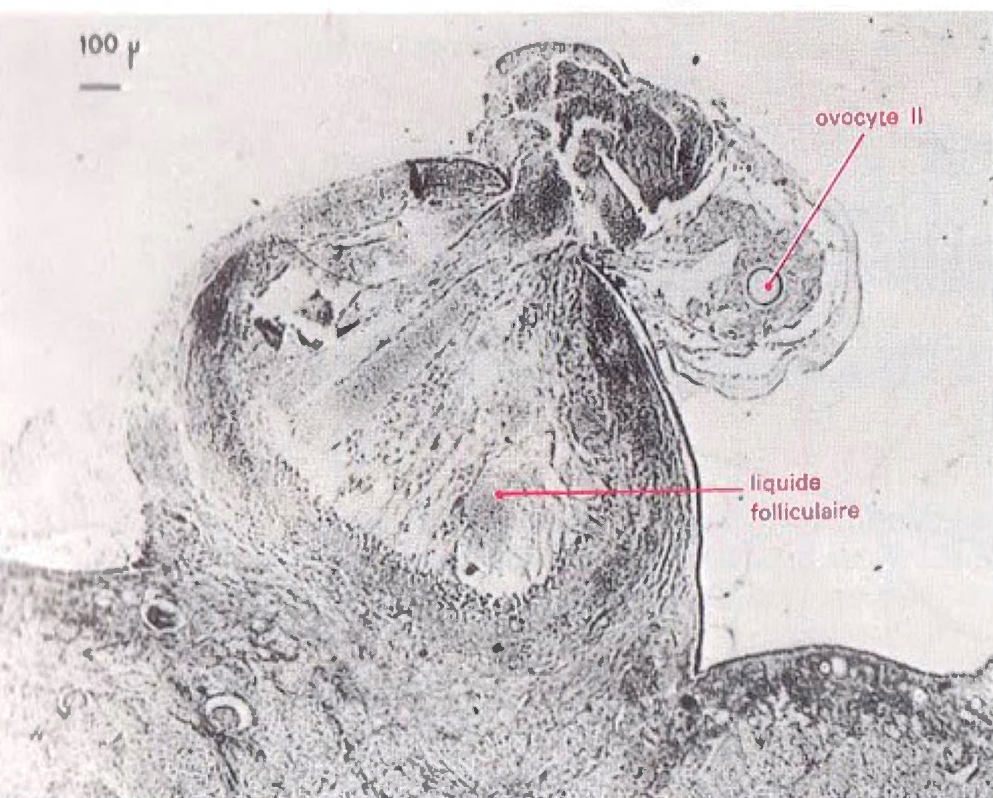
CYCLES SEXUELS DES MAMMIFÈRES

● Cycle ovarien et cycle hormonal

Chez certaines espèces (espèce humaine, Rongeurs, Bovins, etc.) l'ovaire est actif pendant toute l'année. Beaucoup n'ont qu'une (Bovins) ou deux (Hérissons, Chats, Chiens...) période(s) de reproduction annuelle(s) séparée(s) ou non par des périodes de repos des glandes femelles.

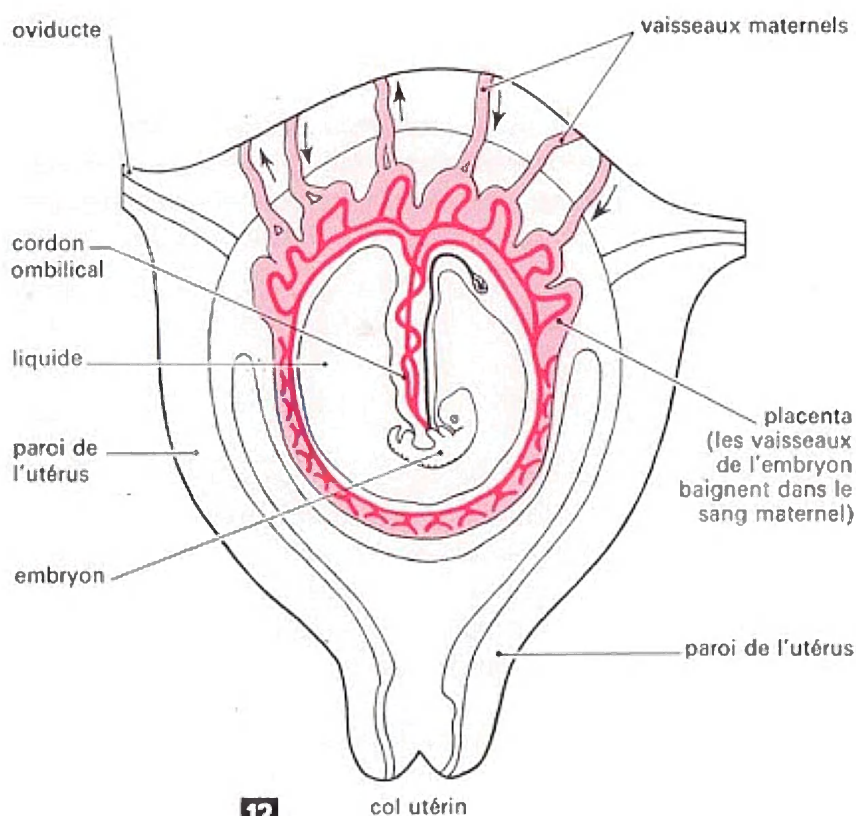
Follicule et corps jaune sont des glandes endocrines (page 106) qui agissent successivement au cours d'un cycle ovarien. Chaque cycle dure 28 jours normalement dans l'espèce humaine (5 jours chez la Souris, 15 chez le Cobaye, 21 chez la Truie...) et se divise en deux phases séparées par l'ovulation 14 page 210.

a. *Phase folliculaire*. Pendant sa croissance (14 jours environ), le follicule sécrète une hormone - la *folliculine* ou *œstradiol* (latin *æstrus* = rut) - qui agit sur l'utérus qu'elle prépare à l'action de l'hormone du corps jaune.



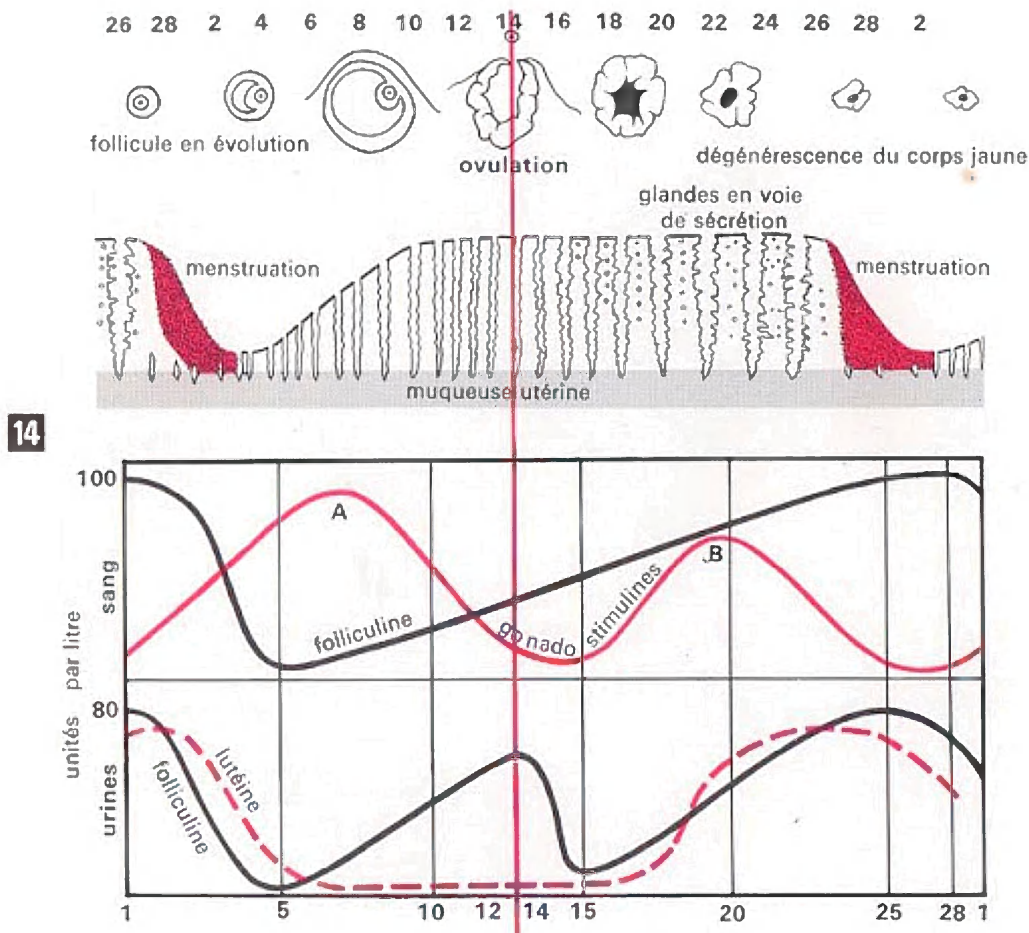
12

Ovulation provoquée chez une lapine par une injection de gonadostimuline. Le follicule fait saillie à la surface de l'ovaire. A droite, schéma du groupe de cellules expulsé dans l'oviducte.



13

Coupe schématique de l'utérus humain au début de la gestation. (D'après Galtier-Boissière, Larousse médical illustré.)



b. Phase lutéinique (latin *luteus* = jaune) (15^e au 28^e jour). Le corps jaune sécrète la *lutéine* ou *progestérone*, hormone de la gestation. Sous son influence, la muqueuse utérine achève de s'épaissir et s'irrigue plus activement, se préparant ainsi à recevoir l'œuf **15**.

Si l'ovule n'est pas fécondé, une partie de la muqueuse utérine est détruite avec hémorragie¹ vers le 28^e jour du cycle (menstruation) **14** ; un nouveau follicule commence alors son développement. Il ne s'en développe pas au contraire pendant la gestation puis l'allaitement.

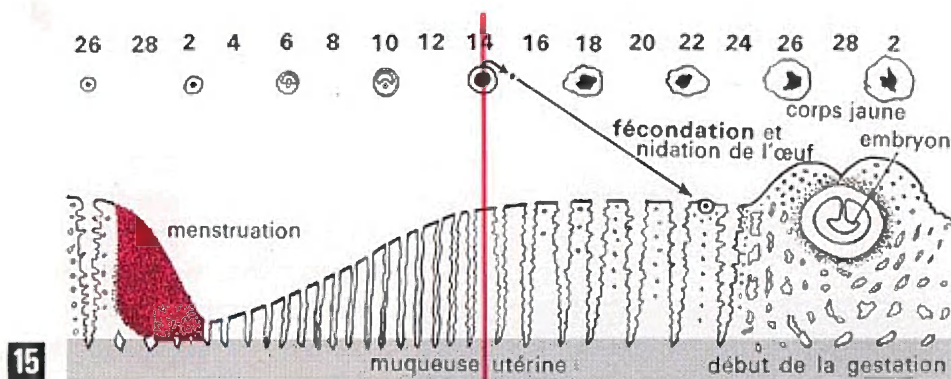
Ce cycle ovarien est commandé par la sécrétion d'hormones hypophysaires : les *gonadotrophines* ou *gonado-stimulines*. La gonado-stimuline A déclenche le développement d'un follicule et la sécrétion de folliculine.

La gonado-stimuline B provoque l'ovulation et la transformation du follicule en corps jaune.

Lorsqu'une hormone ovarienne atteint une certaine concentration dans le sang **14** elle bloque la sécrétion de la stimuline correspondante. Quand il n'y a pas fécondation le corps jaune dégénère et la chute des actions hormonales ovariennes provoque la menstruation. Un nouveau cycle recommence.

Ces **mécanismes régulateurs** peuvent être perturbés lorsque, pour des causes variées (action du système nerveux sur l'hypophyse ; kyste ou tumeur des glandes sécrétrices ; anémie, etc.), l'une des hormones se trouve sécrétée de façon anormale (excès ou insuffisance). Ils n'existent pas pendant l'enfance. Les premières règles ne correspondent pas toujours à la production d'ovules ; ceux-ci peuvent dégéné-

1. La menstruation ne se produit que chez la femme et les femelles des singes anthropoïdes (Chimpanzé, Gorille...) Notons aussi que toute gonade produit un peu des hormones de l'autre sexe.



rer avant rupture du follicule. Il en sera parfois de même au cours de la maturité, l'absence d'ovulation pendant le cycle ovarien devenant de plus en plus fréquent après la quarantaine. Enfin (entre 45 et 50 ans) ovulation et menstruation disparaissent (retour d'âge ou *ménopause*).

Action sur les effecteurs

Les hormones ovariennes agissent de façon permanente sur la morphologie générale du corps (caractères sexuels secondaires) ; dans l'espèce humaine, elles le « féminisent ».

Le cycle ovarien s'accompagne de nombreuses modifications cycliques — variation de température (légère élévation après l'ovulation) — variation des échanges d'eau (retenue d'eau produisant une augmentation de poids vers la fin du cycle) — modification histologique au niveau des seins, de l'utérus et de l'épithélium vaginal — action enfin sur le système nerveux et le psychisme.

• Cycle hormonal chez l'homme

Dans le sexe masculin, malgré l'absence d'un cycle régulier, les gonado-stimulines jouent un rôle fondamental.

Les gonadotrophines sont nécessaires à la production des spermatozoïdes par les tubes séminifères et à la sécrétion de la testostérone responsable du développement des caractères sexuels secondaires. L'insuffisance de gonado-stimulines avant la puberté entraîne des troubles du développement sexuel ; la taille est généralement au-dessus de la normale, la voix reste infantile, la barbe ne pousse pas, le psychisme peut demeurer puéril.

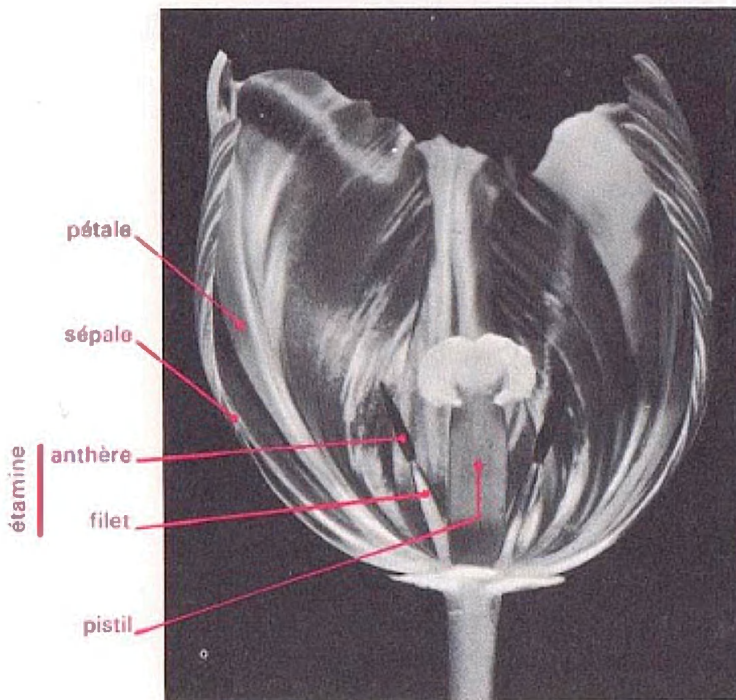
La sécrétion de gonado-stimuline décroît progressivement chez l'homme adulte. Néanmoins la procréation reste possible jusqu'à un âge plus ou moins avancé.

Conclusions

Les Mammifères, comme tous les Métazoaires, ont une *haplophase réduite* (figure 23, page 201), les seules cellules haploïdes de leur cycle de développement étant les gamètes. Ils naissent tous d'un œuf minuscule qui, greffé dans les organes maternels, reste invisible. Leur *viviparité* les oppose à la grande majorité des autres animaux. Après leur naissance, ils doivent être allaités par leur mère et ne pourraient survivre sans des soins attentifs. Les jeunes humains, grâce à la lenteur particulière de leur croissance, peuvent bénéficier d'une éducation prolongée, nécessaire à l'apprentissage de la vie sociale.

16. Reproduction des Spermaphytes

Les Spermaphytes se reproduisent par des graines qui prennent naissance dans leurs fleurs (figure 1 et livre de 1^{re} D, page 249 figure 9). Vous savez (Écologie, 1^{re} D) que les Spermaphytes se divisent en *Angiospermes* et *Gymnospermes*. Les exemples donnés dans ce chapitre seront pris chez les Angiospermes.



1 Coupe verticale d'une fleur de Tulipe.

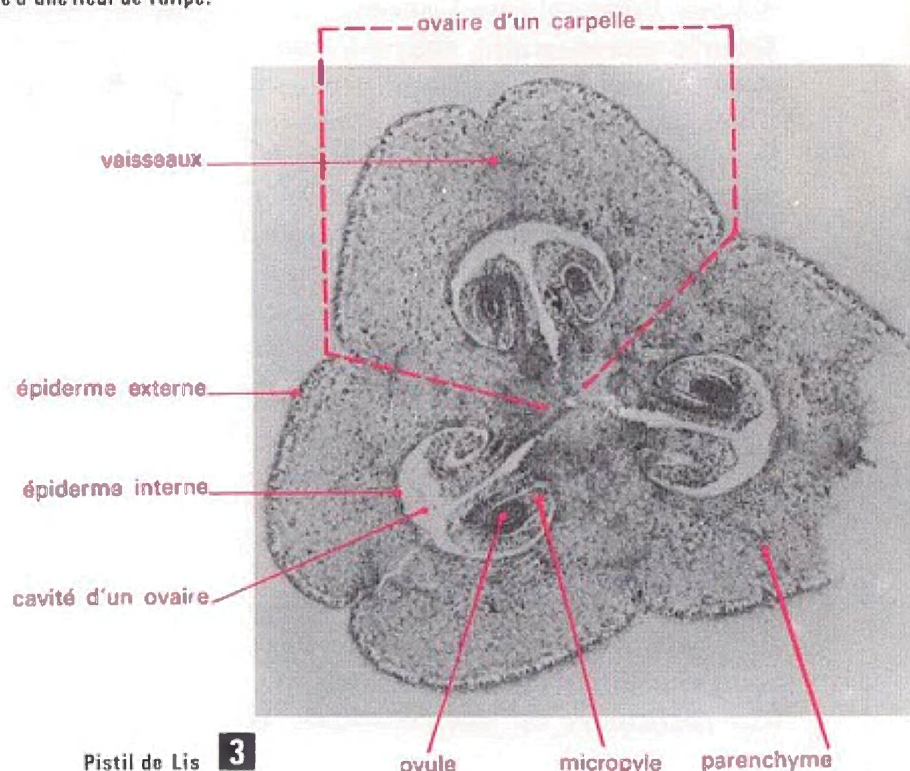
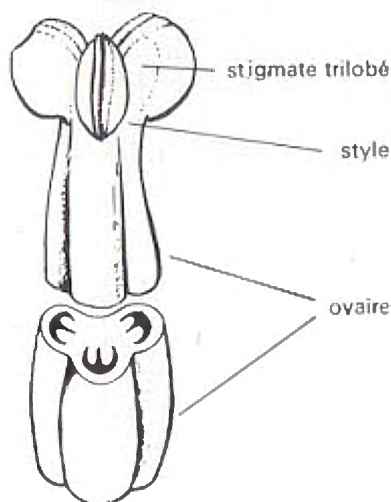
ORGANES REPRODUCTEURS ET GAMÈTES

1 ÉTAMINES ET CARPELLES DU GLAIEUL

Chez cette plante, une même hampe florale porte de nombreuses fleurs d'autant plus âgées qu'elles sont situées plus bas. La veille de votre étude, portez, avec un pinceau fin, un peu de pollen pris sur les étamines des fleurs les plus mûres sur les stigmates des fleurs épanouies. Le plus souvent chaque

Pistil de Tulipe

2



Pistil de Lis

3

fleur contient trois étamines libres et trois carpelles soudés dont les ovaires sont situés au-dessous du cornet coloré formé par les sépales et les pétales (ovaire infère).

● Fleur épanouie pollinisée

Détacher cette fleur à l'aide d'un scalpel glissé entre sa base et la hampe florale. Enlever les deux bractées vertes qui l'enserrent.

- Avec une lame de rasoir, faire une section transversale dans la base verte du cornet (ovaire). Examiner la surface de section à la loupe. Comparer avec les figures 2 et 3. Dessin d'ensemble de la coupe annoter en insistant sur les détails de l'une des loges ; préciser l'échelle.

- Ouvrir, par une fente verticale, le cornet coloré ; écarter les bords de la fente pour étaler l'ensemble dans un plan (le fond du cornet contient un liquide, goûtez-le du bout de la langue). Dessin d'ensemble de la fleur ($\times 1,5$).

- Monter entre lame et lamelle et dessiner après examen au microscope :

des grains de pollen (dans une goutte de glycérine) ;

des grains de pollen (dans l'eau) ;

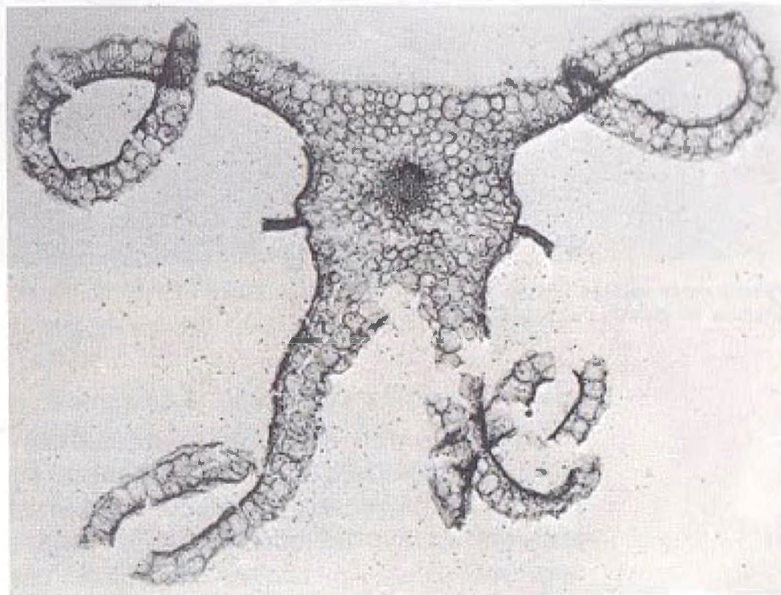
un lobe stigmatique observé dans l'eau (écraser doucement ce lobe en appuyant sur la lamelle) : figurer seulement un fragment de la préparation montrant *papilles stigmatiques, grains de pollen, tubes polliniques...* ;

- Observer une coupe transversale de l'anthere d'une étamine (interpréter en utilisant la figure 4 et la figure 12 page 217).

● Bouton floral

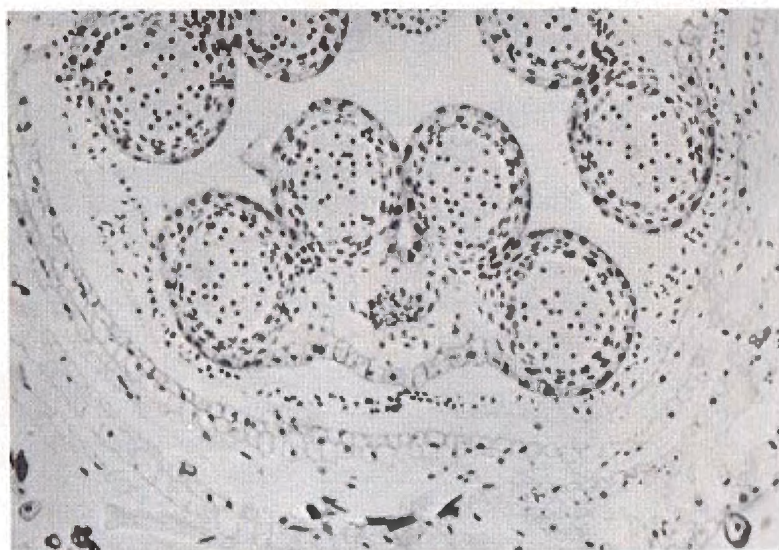
Détacher un bouton (coloré mais encore fermé) au sommet de la hampe florale :

- Avec une lame de rasoir faire quelques coupes fines transversales dans son ovaire ; observer dans l'eau ces coupes au microscope *entre deux lames* de verre (objectif faible ou moyen). Dessiner *un ovule* (figure 16 page 218).



Lis 4

Plantain 5



- Ouvrir le cornet de la fleur comme il a été fait précédemment mais dessiner seulement le pistil et les étamines. Comparer ces organes jeunes à ceux, plus âgés, précédemment étudiés. Quels peuvent être les agents de la pollinisation ?

- Faire une coupe fine transversale de l'anthere d'une étamine jeune. Observer entre lame et lamelle (microscope) ; interpréter et dessiner en utilisant la figure 5 et la figure 12 page 217.

A B



Phases de la méiose (x 450)
(Étamine de Jacinthe des bois)



Tétrade (x 1100)
(Étamine de Plantain)

6

- Couper, en trois ou quatre morceaux chacune, les étamines d'un bouton, les placer au fond d'un tube à essais, dans 3 cm³ de carmin acétique ferrique (bouchon percé d'un trou) ; faire bouillir une minute au bain-marie. Les grains de pollen sortent des étamines, se dispersent dans le colorant ; les prélever ensuite avec une goutte de colorant ; observer entre lame et lamelle au microscope. Dessiner (figure 13 page 216).

2 FORMATION DES GRAINS DE POLLEN

Elle a lieu dans les très jeunes boutons. Dans le cas de la Jacinthe des bois ces boutons se forment sous terre, fin janvier. Il faudra donc déterrer les bulbes à cette époque pour les étudier.

Au printemps et en automne on pourra rechercher aussi les jeunes boutons de Colza (et autres Crucifères), de Chélidoine, etc.

Les boutons floraux seront conservés dans l'alcool acétique (trois volumes d'alcool à 95° pour un d'acide acétique cristallisable) jusqu'au moment de la manipulation.

Préparation

Ouvrez des boutons de différents âges, en commençant par les très petits. Extrayez de chaque bouton une anthère.

- Placez cette anthère dans une goutte de carmin acétique ferrique. Écrasez-la entre lame et lamelle, en appuyant verticalement sur la lamelle avec un bouchon souple.

- Chauffez la préparation sur une flamme (veilleuse de bec bunsen ou lampe à alcool)

jusqu'à apparition de bulles ; arrêter le chauffage puis recommencer deux ou trois fois.

- Observez au microscope. Interprétez vos observations par comparaison avec la figure 6 et la figure 14 page 218. Dessinez les différents stades observés.

3 GERMINATION DE GRAINS DE POLLEN SUR MILIEU ARTIFICIEL

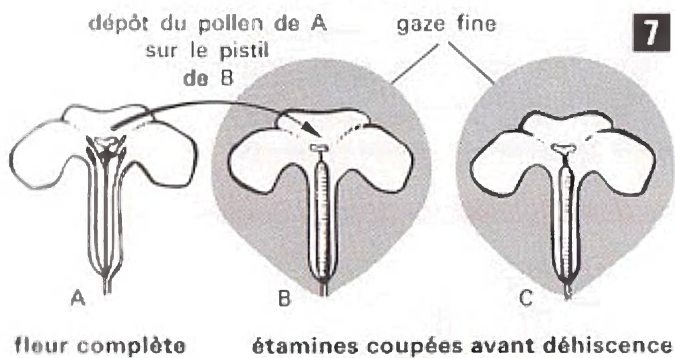
Jacinthe, Lis, Glaïeul, etc.

Dans 100 ml d'une solution à 10 % de saccharose dans l'eau distillée, faites dissoudre lentement à chaud 1,5 g d'agar puis 1 g de gélatine. Mélangez bien. Faites couler une goutte du mélange chaud sur une lame de verre chaude. Laissez refroidir. Secouez au-dessus de ce milieu de culture une étamine mûre. Faites plusieurs préparations que vous placerez pendant 8 à 10 heures à température douce sur du coton humide. Si les grains de pollen germent (vérification au microscope) placez sur la préparation une goutte de carmin acétique ferrique et recouvrez d'une lamelle. Faites chauffer sur une petite flamme : la gélatine fond. Soulevez la lamelle plusieurs fois avec une épingle pour mélanger gélatine et colorant, puis observez au microscope les tubes polliniques. Forme, présence de noyaux ?

Des observations semblables pourront être faites sur d'autres espèces. Dans chaque cas faire des essais à concentrations différentes ; ordre de grandeur : Tulipe, Narcisse 5 à 10 % de saccharose, Pois de Senteur 15 %, Pivoine 5 %, Pavot 1 %, etc.

4 POLLINISATION, FRUCTIFICATION

Faites l'expérience représentée par la figure 7 avec Giroflée, Géranium, Pétunia, etc. (espèces pour lesquelles la pollinisation n'est pas automatiquement réalisée dans le bouton). Supprimez les étamines de certaines fleurs non encore épanouies (vérifiez que leurs étamines ne sont pas encore mûres). Transportez le pollen de A en B avec un pinceau fin. Enveloppez dans une gaze fine les fleurs B (pollinisées artificiellement) et les fleurs C (non pollinisées). Comparez les résultats. (Certaines variétés cultivées sont stériles.)



1 ÉTUDE PRATIQUE D'UNE GRAINE

Haricots, Pois, Fèves, etc.

Les graines auront séjourné dans l'eau depuis la veille. Comparez le volume de ces graines imbibées d'eau à celui des graines sèches.

- Pressez la graine, vous verrez sourdre une petite goutte d'eau : à quel niveau ?
- Faites un dessin (échelle 3) de la graine vue de profil puis vue par le hile. A quoi correspondent : la saillie ? le micropyle ? le hile ? 8.

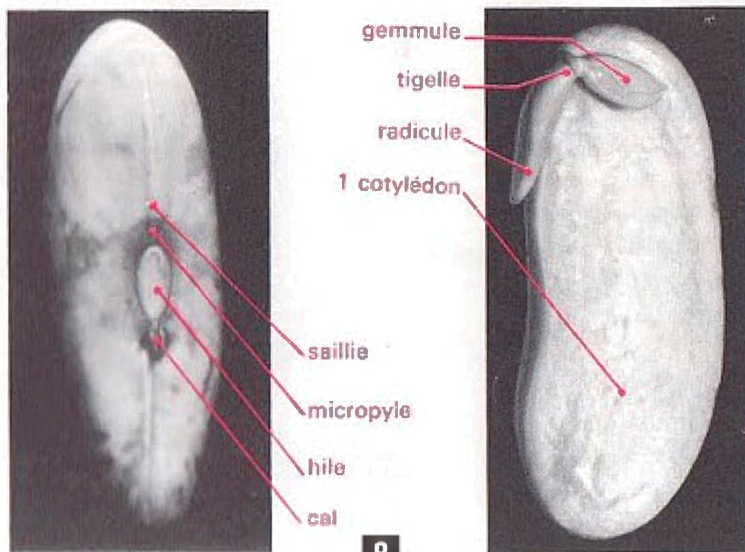
- Comparez la graine aux différentes formes possibles d'ovules (page 218). De quel type d'ovule provient-elle à votre avis ?

- Enlevez le ou les téguments et, sans rien couper, écartez les cotylédons ; si l'un d'eux se détache, constatez la présence d'une cicatrice à l'endroit d'où il se détache.

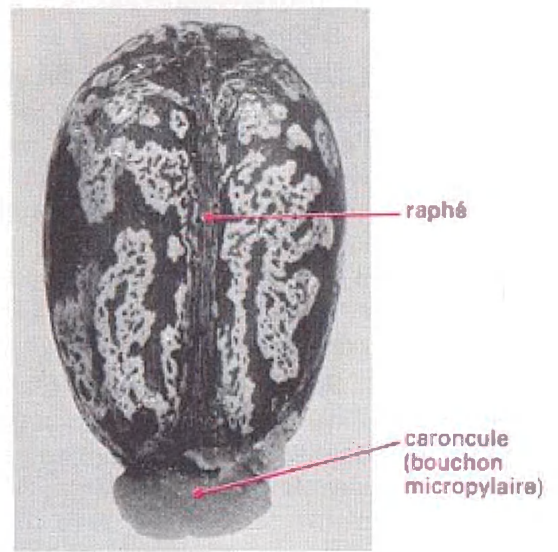
- Faites des dessins d'après nature, en mettant la légende correspondante.

Autres types de graines

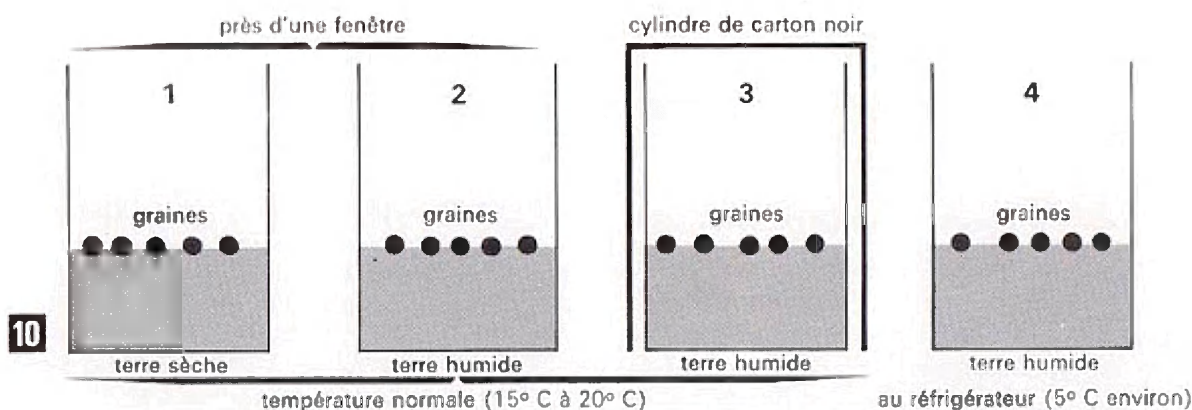
L'étude des graines à albumen ne peut être faite qu'en pratiquant des sections 9, 1, page 161 et 7 page 164.



8 Grains de Haricot.



9 Graine de Ricin.



2 NATURE DES RÉSERVES

On recherchera successivement : amidon, lipides, protides.

● **Amidon et lipides** : voir manipulations pages 160 et 161.

● **Protides** : Montez une coupe fine de cotylédon (Haricot) dans l'eau ; y rechercher les grains d'aleurone (figure 6 page 163).

Réalisez avec un cotylédon de Haricot, puis avec l'albumen du Ricin, la réaction xanthoprotéique et la réaction du biuret.

3 GERMINATION

● Morphologie

Faites tremper les graines au préalable pendant une nuit puis disposez-les, à distance les unes des autres, dans de la sciure humide. Au bout de quelques jours vous pourrez étudier les premières étapes de la germination. De quelle partie de la graine provient chacune des parties de la jeune plante ? Dessins.

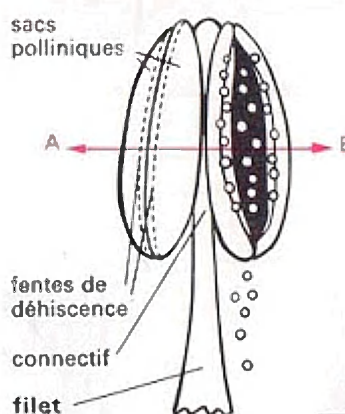
● Influence des facteurs externes sur la germination

- Dans quatre bocaux de verre 1, 2, 3 et 4, réalisez avec des graines de Cresson alénois l'expérience schématisée par la figure 10. Notez les résultats obtenus quatre ou cinq jours plus tard. Enlevez ensuite le capuchon noir du bocal n° 3 ; laissez les bocaux 3 et 4 à la température normale. Examinez-les à nouveau les jours suivants. Figurez et commentez tous les résultats.

- Prenez deux flacons d'un litre (A et B). Suspendez dans chacun une éponge humide dont les trous recevront les graines de Cresson alénois ; garnissez d'eau le fond des récipients. Bouchez A avec un bouchon percé d'un trou. Ajoutez dans l'eau de B six pastilles de potasse et une cuillerée à soupe de pyro-

gallol¹ (mettre ces réactifs dans un petit sac de papier que l'on fait tomber dans le flacon). Bouchez aussitôt énergiquement avec un bouchon perforé dont le trou aura été préalablement obturé par une baguette de verre. Après 4 ou 5 jours, si la température est douce, il sera possible de voir les graines germer en A. Enlevez alors la baguette de verre du bouchon B ; laissez au repos pendant cinq nouveaux jours. Interprétez les résultats obtenus.

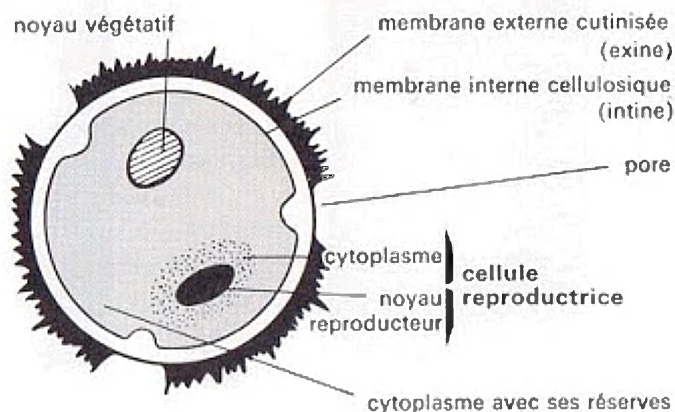
1. Le pyrogallate de potassium absorbe l'oxygène.



11

Schéma d'une étamine. La loge droite de l'anthère a été représentée ouverte, après déhiscence. La coupe AB est figurée en 2 dans la fig. 12.

13 Détails d'un grain de pollen.



1 ORGANES REPRODUCTEURS MALES

● Structure d'une étamine 11 et 12

Chaque **étamine** comprend une *anthère* portée par un *filet*. L'anthère est constituée par deux *loges*, droite et gauche, réunies par le *connectif* et formées chacune de deux *sacs polliniques*.

A maturité, les sacs polliniques sont des cavités remplies de *grains de pollen*. Ils présentent sous l'épiderme une couche spécialisée dite *assise mécanique* parce qu'elle assure l'ouverture spontanée ou *déhiscence* des sacs (les zones celluloseuses se raccourcissent en se desséchant).

Les lignes de déhiscence des deux sacs de chaque loge sont, chez la plupart des espèces, longitudinales.

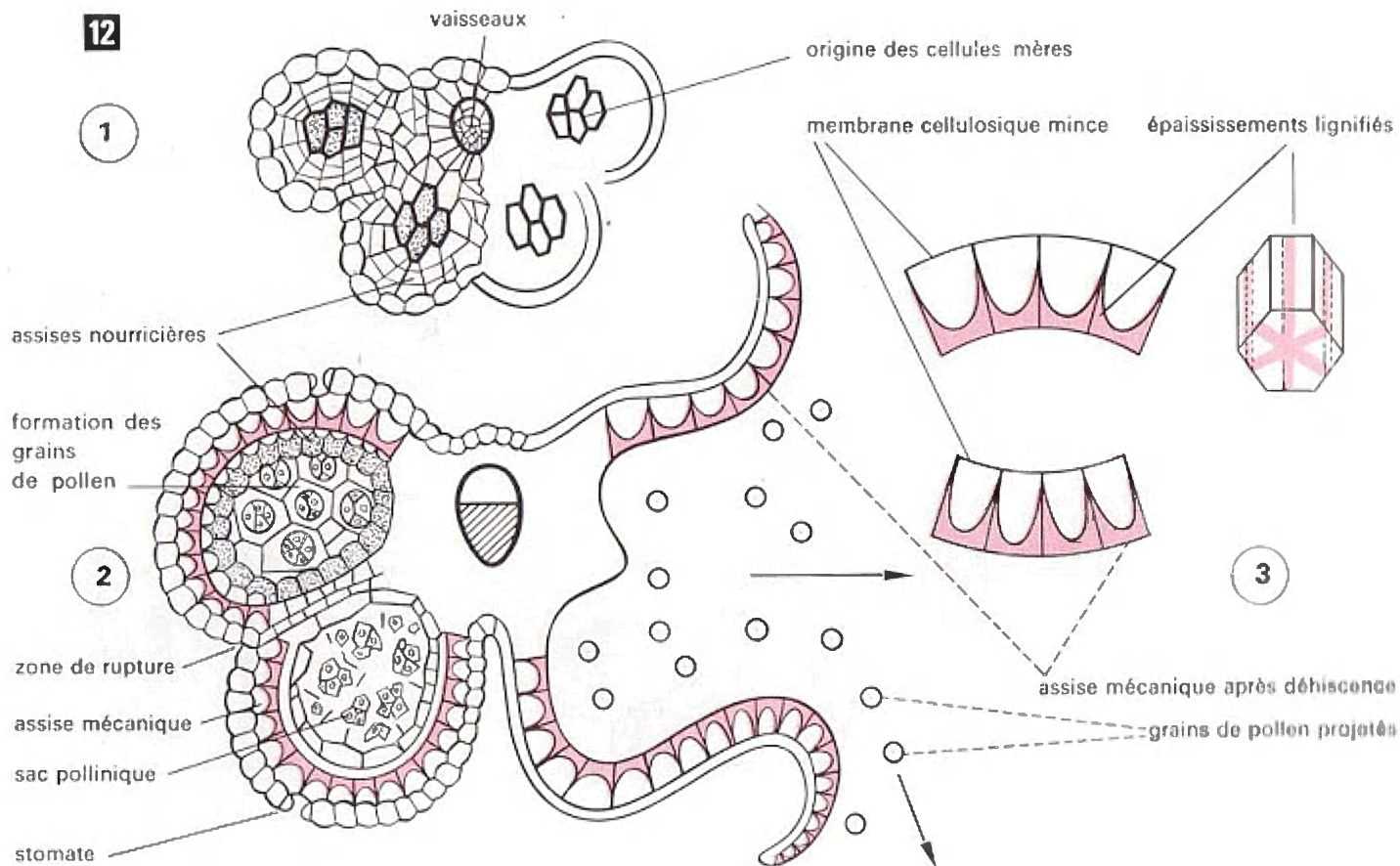
Après déhiscence, les étamines mises en atmosphère humide se referment, pour se rouvrir par dessiccation, ce qui montre bien le rôle mécanique de l'assise lignifiée.

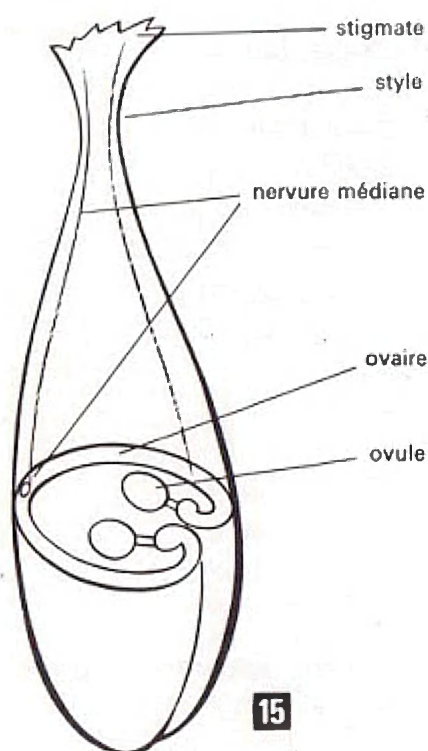
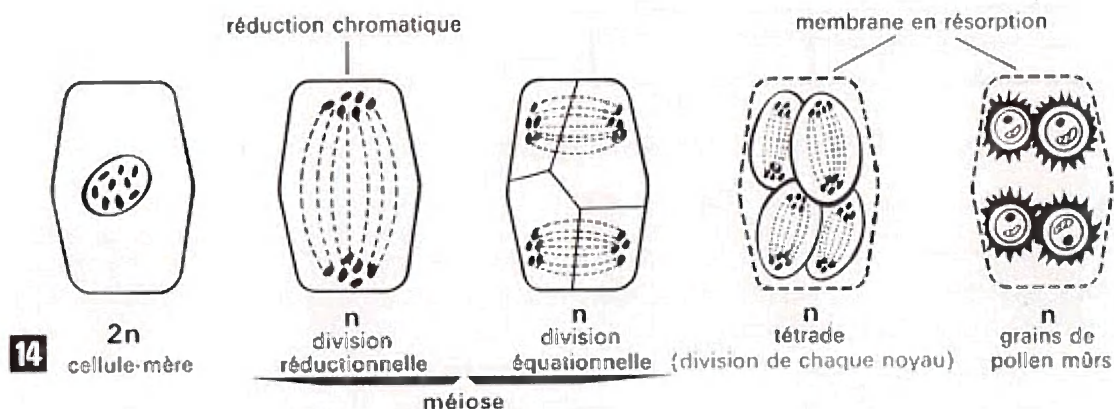
● Les grains de pollen 13

Ils correspondent, le plus souvent, à deux cellules inégales, juxtaposées.

Chacun (8 à 200 μ) présente une double enveloppe. L'*exine* ou paroi externe, épaisse et cutinisée, porte une ornementation, caractéristique de chaque espèce et des orifices ou pores. La membrane interne ou *intine*, mince, est cellulosique.

Le cytoplasme contient généralement deux noyaux : l'un, gros, sphérique, dit *noyau végétatif*, l'autre, plus petit, plus ou moins aplati, dit *noyau reproducteur*.





● Développement d'une étamine, formation du pollen

Dans le jeune bouton floral, l'anthere ne contient que du parenchyme banal. Bientôt s'y différencient, sous l'épiderme, une *assise mécanique* 12 et des couches de cellules, riches en substances de réserves (*assises nourricières*) qui serviront au développement des cellules internes, les *cellules-mères des tétraspores*. Chacune d'elles contenant $2n$ chromosomes, va, après les deux divisions successives de la méiose, donner quatre cellules à n chromosomes, groupées en une tétrade et appelées *tétraspores* 14.

Ces quatre cellules haploïdes épaississent leur membrane et divisent leur noyau en deux : elles sont devenues des *grains de pollen*.

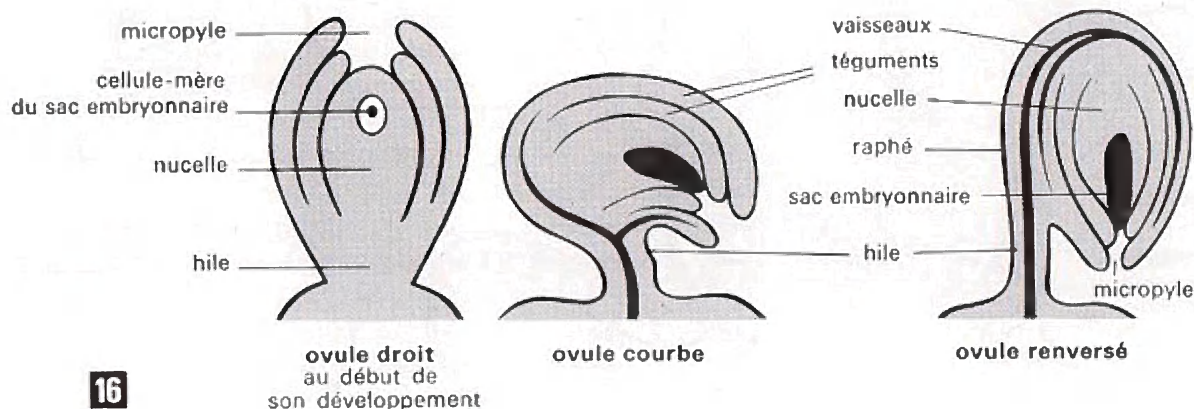
2 ORGANES REPRODUCTEURS FEMELLES 15

● Structure d'un carpelle

Les carpelles peuvent être libres ou soudés en un *pistil*. L'ensemble des carpelles est appelé *gynécée*.

Chaque *carpelle* a la structure d'une feuille, avec épiderme, parenchyme et faisceaux libéro-ligneux.

La partie supérieure amincie du carpelle (*style*) comprend à son intérieur le prolongement de la nervure médiane et un tissu nourricier appelé *tissu conducteur du style*. Le style se termine par une partie élargie (*stigmat*), hérissée de *papilles* qui retiennent le pollen et riches en matières sucrées comme le tissu conducteur du style.



● Les ovules 16

Chacun comprend essentiellement une masse parenchymateuse, le *nucelle*, enveloppée par un ou deux téguments qui laissent libre un orifice : le *micropyle* (grec: *micro*, petit, et *pulé*, porte, petite porte). Près du micropyle, le nucelle renferme le sac embryonnaire.

● Développement du sac embryonnaire 17

Dans le nucelle, une cellule, située près du pôle supérieur et diploïde comme les autres, se développe et subit les deux divisions successives de la méiose.

A partir de l'une ou de plusieurs des quatre cellules haploïdes obtenues (les autres dégénèrent) va se former le **sac embryonnaire** constitué de noyaux en petit nombre (variable selon les espèces) mais dont certains, toujours, sont haploïdes.

Parmi les cellules du sac deux seulement joueront le rôle de cellules femelles fécondables : l'*oosphère* qui est haploïde et le *noyau secondaire* (qui, selon les espèces, peut être à $2n$ ou $3n$ chromosomes).

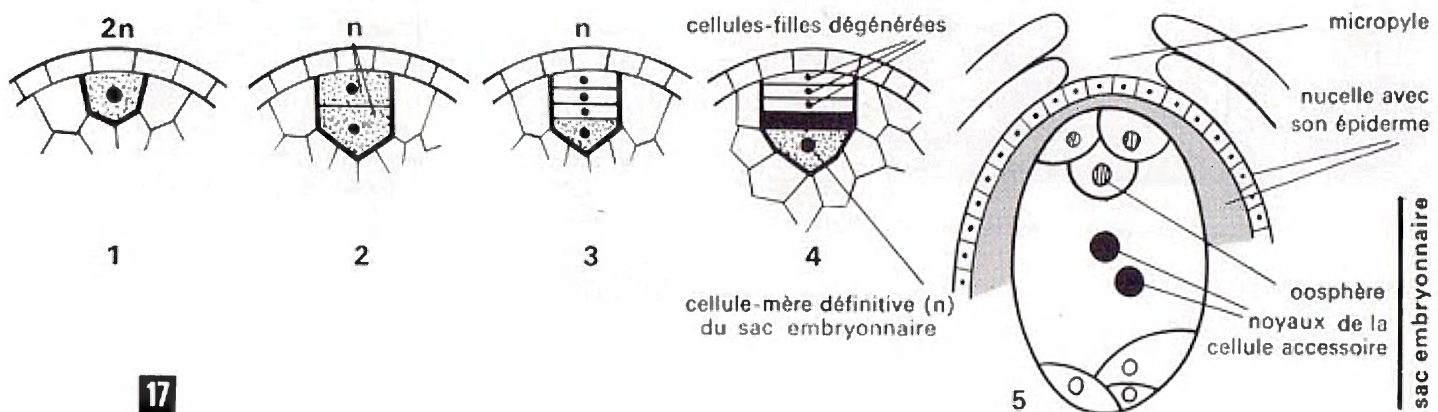
POLLINISATION, FRUCTIFICATION ET FÉCONDATION

● Pollinisation

Par temps sec, le fonctionnement de l'assise mécanique des étamines provoque l'ouverture des sacs polliniques. Rappelons (Écologie 1^{re} D) :

- qu'on appelle *pollinisation* le transfert du pollen et son dépôt sur le stigmate d'une fleur de la même espèce;
- que la pollinisation est directe (*autopollinisation*) quand le pollen d'une fleur atteint le stigmate de la même fleur ou d'une autre fleur de la même plante; *indirecte* (ou *croisée*) s'il y a transport du pollen sur le stigmate d'une fleur d'un autre individu de la même espèce;
- que les *agents de la pollinisation* peuvent être : la pesanteur, le vent, les insectes, l'eau pour certaines plantes aquatiques, et même l'Homme (pollinisation artificielle, en particulier).

Toutes les causes qui empêchent le dépôt du pollen sur le stigmate empêchent la fructification : pluies à l'époque de la floraison ou, expérimentalement, sachets de papier, de mousseline fine, placés autour des fleurs femelles avant leur épanouissement (Chêne, Dattier) ou autour des fleurs hermaphrodites (Lis, Tulipe, Pommier, Giroflée) après ablation de leurs jeunes étamines.

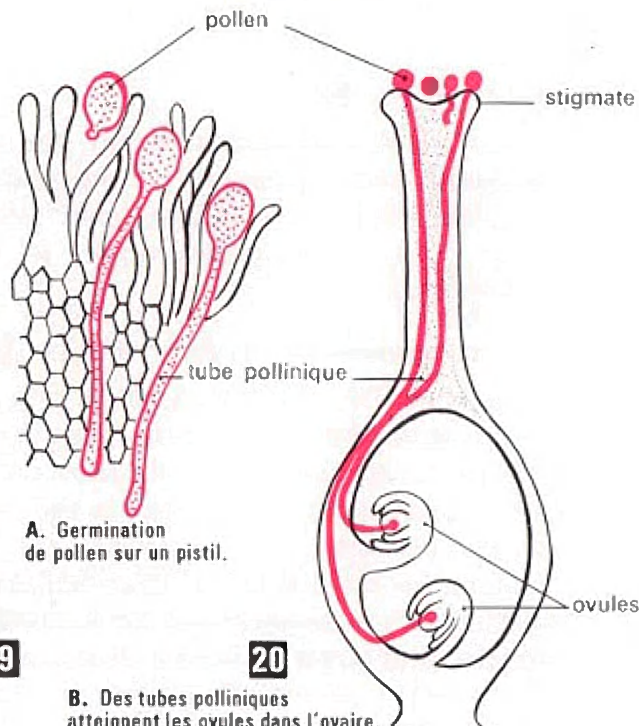


tubes polliniques pollen plein non germé papilles du stigmate



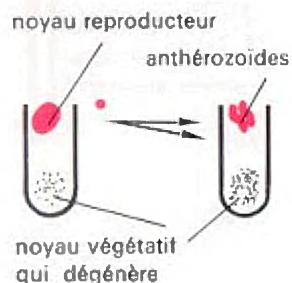
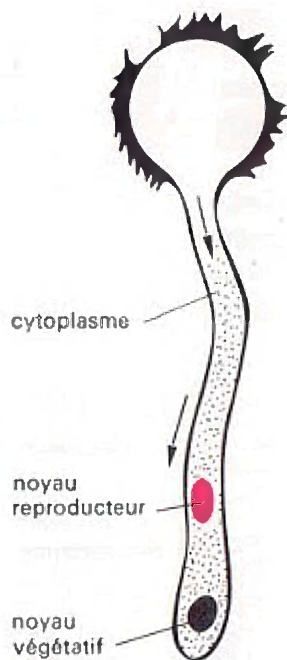
grain germé presque vide

noyau reproducteur



19

20



● Fructification

La pollinisation déclenche la *fructification*; le *fruit* résulte de la croissance des carpelles et, parfois aussi, d'autres pièces florales.

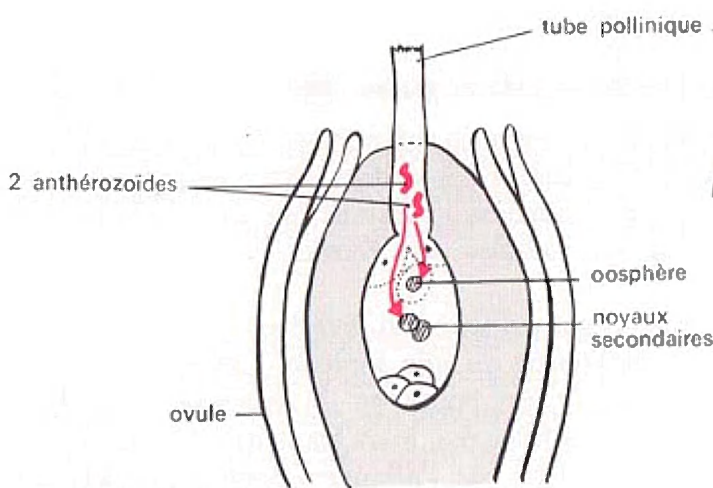
● Germination du pollen 18 19 20

Les grains de pollen mûrs trouvent sur le stigmate où ils ont été déposés un milieu particulièrement favorable à leur germination: chacun d'eux s'accroît, le cytoplasme fait hernie par un pore de l'exine et s'allonge en un mince *tube pollinique* qui, attiré par les substances chimiques sécrétées par le stigmate (chimiotropisme positif), s'insinue entre les papilles stigmatiques. Pendant que le « tube » grandit, on y voit émigrer le noyau végétatif puis le noyau reproducteur. Le grain se vide progressivement, écoulant son contenu dans le tube pollinique. Les tubes polliniques pénètrent dans un tissu nourricier dit *tissu conducteur du style*, le digèrent et l'absorbent, gagnant ainsi l'ovaire jusqu'au niveau d'un ovule vierge généralement au niveau du micropyle. Chez certaines espèces, le tube pollinique rejoint l'ovule directement par la cavité de l'ovaire. Chez d'autres (Noyer, Orme), il n'utilise pas le micropyle et atteint le nucelle en perforant les téguments.

Le plus souvent, le noyau végétatif, situé près de l'extrémité du tube, paraît en diriger la croissance, d'où son nom.

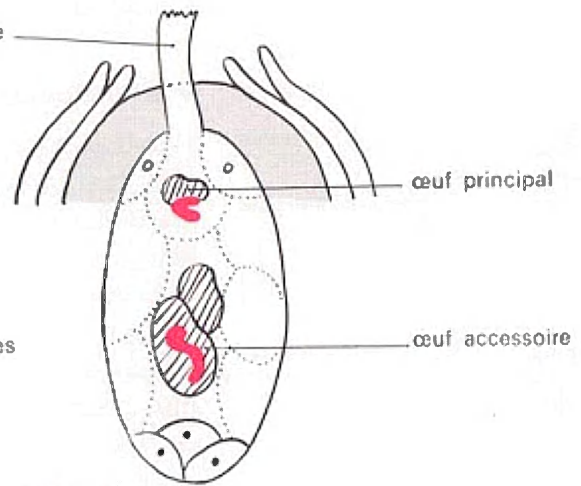
18

Détail du tube pollinique (2 stades de sa croissance). Il y a 2 noyaux dans un grain de pollen. Le noyau végétatif qui dirige la croissance du tube pollinique; le noyau reproducteur qui donnera 2 anthérozoides.



21

Formation de 2 anthérozoïdes à l'extrémité du tube pollinique et déplacement des anthéroïdes dans l'ovule.



22

Double fécondation. L'œuf principal donnera l'embryon de la graine ; l'œuf accessoire des cellules riches en substances nutritives (albumen).

● Fusion des gamètes

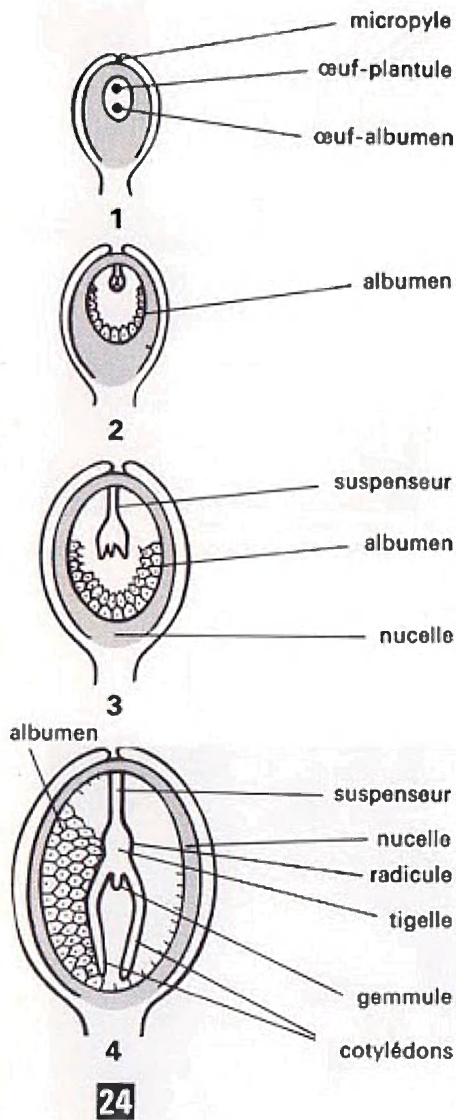
Pendant qu'il se rapproche de l'ovule, le contenu du tube pollinique subit quelques modifications : le noyau végétatif qui termine son rôle se désorganise puis disparaît ; la *cellule reproductrice* (noyau reproducteur et cytoplasme l'entourant) se divise en deux gamètes mâles, à n chromosomes, les *anthérozoïdes* **18**, formés chacun d'un noyau spiralé entouré d'un peu de cytoplasme.

Arrivé au contact du nucelle, le tube pollinique le digère et aborde le sac embryonnaire **21**. Une **double fécondation** s'opère alors : dans le cas assez général de sac embryonnaire figuré plus haut, les deux anthérozoïdes s'unissent, l'un avec l'oosphère (à n chromosomes), l'autre avec la grande cellule accessoire correspondant au noyau secondaire (à $2n$ ou $3n$ chromosomes) **22** et **23**. Il en résulte alors la formation de deux œufs : l'*œuf principal* ou œuf-plantule à $2n$ chromosomes provenant de l'oosphère, et l'*œuf accessoire* ou œuf-albumen, cellule aberrante par le nombre de ses chromosomes. Exceptionnellement, chez certaines espèces (Pissenlit par exemple) les ovules donnent des graines sans qu'il y ait eu fécondation (cas de parthénogenèse : page 200).



23

Double fécondation chez le Lis (comparez avec la fig. 22).



● Évolution de l'ovule fécondé en graine 24

L'œuf accessoire se divise en un grand nombre de cellules, d'abord sans membrane cellulosique. Elles se disposent à la périphérie du sac embryonnaire qui lui-même s'agrandit aux dépens du nucelle peu à peu résorbé. Ces cellules vont former l'*albumen*, riche en réserves nutritives.

En même temps, l'œuf principal se divise et donne un massif cellulaire bientôt différencié en une *plantule*. Celle-ci comprend une *radicule*, une *tigelle*, un bourgeon ou *gemmule* et une ou deux grandes expansions foliacées, le ou les deux *cotylédons*.

La plantule est entourée par l'albumen dans lequel elle est refoulée par une file de cellules situées entre la pointe de la radicule et le micropyle. Ces cellules forment un organe transitoire, le *suspenseur*.

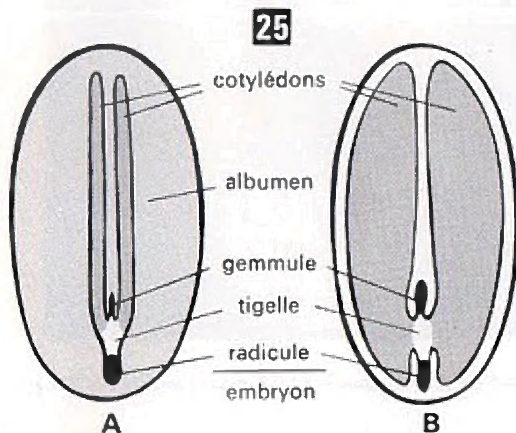
La destinée des deux œufs frères est assez curieuse : l'un d'eux (œuf-albumen) sera digéré par l'autre.

● Différents types de graine

Divers cas sont à considérer :

- a. Si l'absorption de l'albumen se fait immédiatement, ses réserves vont s'accumuler dans les cotylédons qui deviendront charnus. On aura une *graine sans albumen* (Haricot, Pois, Chêne) 25 A.
- b. Si l'albumen persiste (Blé, Ricin), le ou les cotylédons restent minces. On a une *graine à albumen* 25 B, mais ce dernier n'en sera pas moins digéré et absorbé par la plantule au moment de la germination.

En résumé, les graines d'Angiospermes présentent un ou deux cotylédons (*plantes Monocotylédones ou Dicotylédones*) ; leur albumen persiste (*graines à albumen*) ou disparaît avant la maturité de la graine (*graines sans albumen*).



GRAINES	à 2 cotylédons (Dicotylédones)	à 1 cotylédon (Monocotylédones)
A ALBUMEN	Ricin	Blé
SANS ALBUMEN	Haricot	Sagittaire
A PÉRISPERME ¹	Nénuphar	Canna

1. Dans quelques espèces exceptionnelles, le nucelle prolifère dans la graine et prend le nom de péricarpe. Le péricarpe, chargé de substances nutritives, est, comme l'albumen ou les réserves des cotylédons, digéré par l'embryon à la germination.

● Vie ralentie des graines

La graine est un *être mixte* : ses téguments et même éventuellement certains de ses tissus de réserve (périsperme de certaines graines) sont des tissus de la plante-mère ; la plantule est un individu nouveau, né d'une fécondation.

Maturation

On dit qu'une graine est mûre lorsqu'elle est entrée en vie ralentie. La maturation résulte essentiellement d'une déshydratation importante de l'organe. Tandis que les réserves s'accumulent, les cellules se déshydratent, les vacuoles se transformant en grains d'aleurone (figure 6, page 163).

La perte d'eau dépend, en grande partie, de la transpiration, donc des facteurs externes.

État de latence

1. Les graines mûres ressemblent à des organes inertes. Tout au plus peut-on, dans certains cas, déceler une très faible respiration. Cependant, des modifications chimiques s'opèrent, portant surtout sur les substances de réserve.

La vie est d'autant plus ralentie que la graine se trouve dans un milieu plus sec. Le tégument reste alors imperméable au gaz tandis qu'il devient perméable quand il est humidifié.

Une déshydratation artificielle avec séjour dans le vide supprime toute manifestation de la vie, sans pour cela tuer la graine qui, placée dans de bonnes conditions, se met à germer. La privation totale d'air et d'eau amène une *vie latente* véritable, une *anabiose*.

2. Les graines en vie ralentie offrent une faculté de grande résistance au froid, à la chaleur, à des poisons divers. Elles supportent facilement les gelées et des températures de 60 à 80° et même 100° suivant les espèces. La résistance s'accroît encore en anabiose : en cet état, des graines supportent des températures de — 270° pendant dix heures et demie.

Longévité

On considère qu'une graine est morte lorsqu'elle ne peut plus germer. La longévité des graines varie avec les espèces et avec les conditions de milieu.

Les graines de Saule, Caféier, Cacaoyer vivent un mois ; de Haricot, deux ans ; de Betterave, six ans ; de Blé, vingt-cinq ans. Le record actuel serait de 200 ans pour certaines Légumineuses arborescentes. Dans l'ensemble, les graines oléagineuses vivent moins longtemps que les autres parce que leurs lipides s'altèrent plus vite que les glucides.

L'humidité active la vie de la graine et par suite les transformations chimiques de ses réserves. Inversement, des graines déshydratées au maximum et conservées dans le vide à l'intérieur de tubes scellés voient leur longévité augmentée (Panais : deux ans au lieu d'un ; Tabac : plus de vingt ans au lieu de quelques années).

Applications pratiques : on s'efforce de conserver les graines en milieu sec.

La germination est le passage de la graine de la vie ralentie à la vie active. La plantule reprend sa croissance.

Vous avez étudié, page 216, quelques-uns des facteurs nécessaires à la germination.

● Morphologie de la germination

Chez le Haricot **26**, l'eau pénétrant dans la graine, les cotylédons et la plantule gonflent tandis que les téguments insuffisamment extensibles éclatent. La radicule s'allonge de haut en bas (*géotropisme positif*) tandis que les cotylédons s'écartent légèrement.

La graine tout entière se trouve soulevée au-dessus du sol car la partie de l'axe située sous les cotylédons (*axe hypocotylé*) s'allonge. Les feuilles de la gemmule se développent. Le bourgeon terminal donne une *tige épicotylée* (au-dessus des cotylédons).

Au fur et à mesure que la plante grandit, les cotylédons se vident. Quand la racine est capable de puiser des aliments par ses poils absorbants, quand les feuilles sont pourvues de chlorophylle et peuvent absorber le CO_2 de l'air, en un mot quand le végétal est capable de se nourrir par lui-même, les cotylédons flétris se détachent et tombent.

La germination est dite *épigée* parce que les cotylédons sont soulevés au-dessus du sol (*épi*, sur ; *gé*, terre).

Chez le Pois **27** les cotylédons restent en terre parce que l'axe hypocotylé ne s'allonge pas. La tige provient uniquement de la gemmule qui s'accroît. C'est une *germination hypogée*.

En résumé, dans toute germination, il y a gonflement de la graine et déchirure des téguments, allongement de la radicule, développement de la tige aux dépens de la gemmule, disparition des réserves.

L'axe hypocotylé s'allonge (germination épigée) ou ne s'allonge pas (germination hypogée).

La racine primaire provenant de la radicule peut avorter (Melon) ou disparaître très tôt (Blé) ; elle se trouve remplacée par des racines adventives.

● Phénomènes physiologiques de la germination

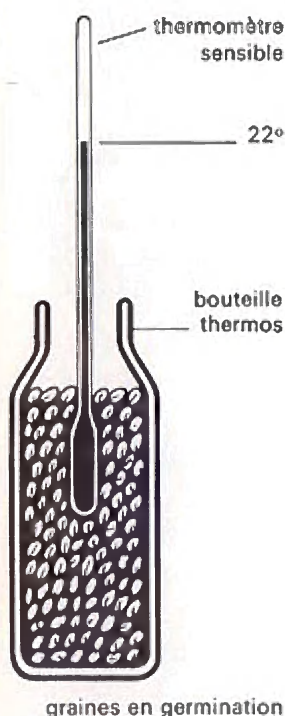
Hydratation

Chaque cellule de la graine absorbe de l'eau. Les grains d'aleurone se transforment en vacuoles fluides.

Digestion et utilisation des réserves

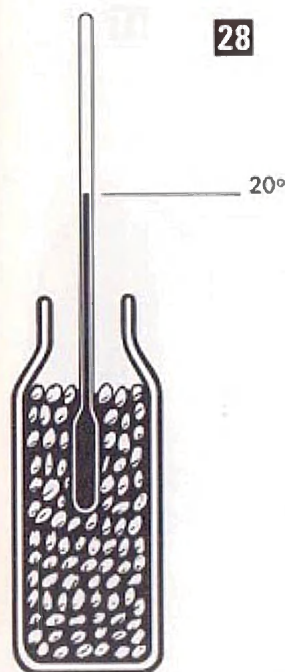
Les graines en vie ralentie contiennent des enzymes en très faibles quantités, qui au moment de la germination deviennent abondantes et actives. Citons : *amylase* et *maltase* qui transforment l'amidon en glucose, *cellulases* qui transforment la cellulose en galactose (Lupin) ou en mannose (Dattier), *protéases* qui transforment les protides en acides aminés, *lipases* qui transforment les lipides en glycérine et acides gras, ces derniers, par oxydation, devenant des sucres. Cette digestion des substances de réserve aboutit à leur mobilisation sous forme de produits solubles qui émigrent vers les méristèmes de la plantule en croissance.

La plante sera d'autant plus robuste, au début de sa vie tout au moins, que la graine renferme davantage de réserves. Les graines les plus lourdes sont recherchées pour les semis.



graines en germination

28



graines sèches

Respiration intense

Les graines en germination respirent très activement. Leur température s'élève **28** tandis que s'abaisse la teneur en carbone de la graine et de la plantule, c'est-à-dire leur poids de matière sèche. Ce poids augmente, au contraire, dès que la plantule, chargée de chlorophylle, commence à assimiler le CO_2 de l'air.

Bien que la respiration soit active, le quotient respiratoire $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$ est faible (au voisinage de 0,5). C'est que O_2 n'intervient pas seulement dans les phénomènes respiratoires : une bonne partie de l'oxygène absorbé est utilisée à des synthèses qui ne dégagent pas de CO_2 .

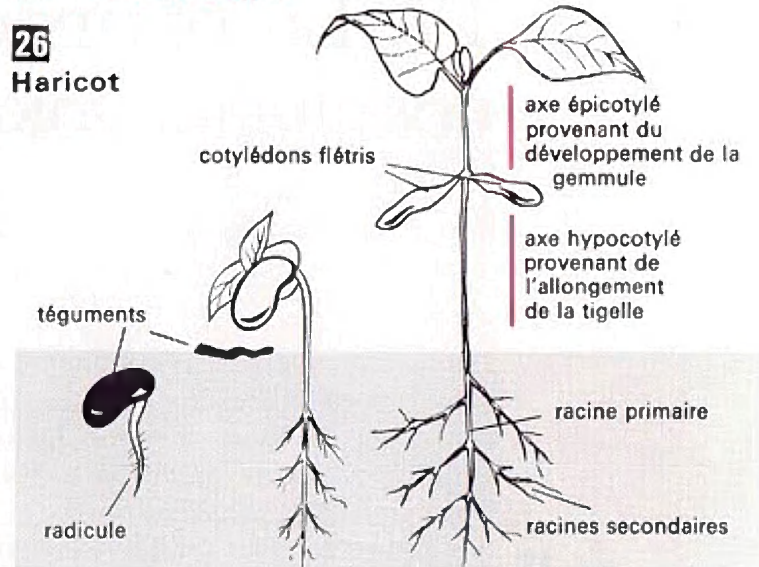
REMARQUES A PROPOS DU CYCLE DE DÉVELOPPEMENT DES SPERMAPHYTES.

La figure **29** représente le cycle de développement d'une Spermaphyte. Remarquez que :

- a. grains de pollen et ovules ne sont pas des gamètes mais ils les contiennent;
- b. l'ovule des plantes n'est donc pas l'équivalent de celui des animaux;
- c. la phase haploïde femelle (sac embryonnaire, oosphère), l'œuf puis la graine restent fixés sur la plante diploïde qui les nourrit ;
- d. dans la graine l'*embryon* (ou plantule) est capable de rester en état de *vie latente* pendant un temps plus ou moins long. Ce stade d'arrêt est caractéristique des Spermaphytes ou « Plantes à graines. »

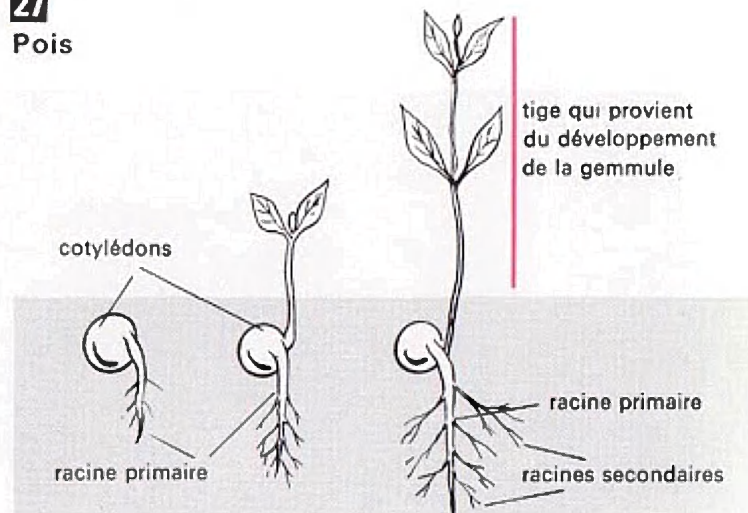
germination épigée

26
Haricot



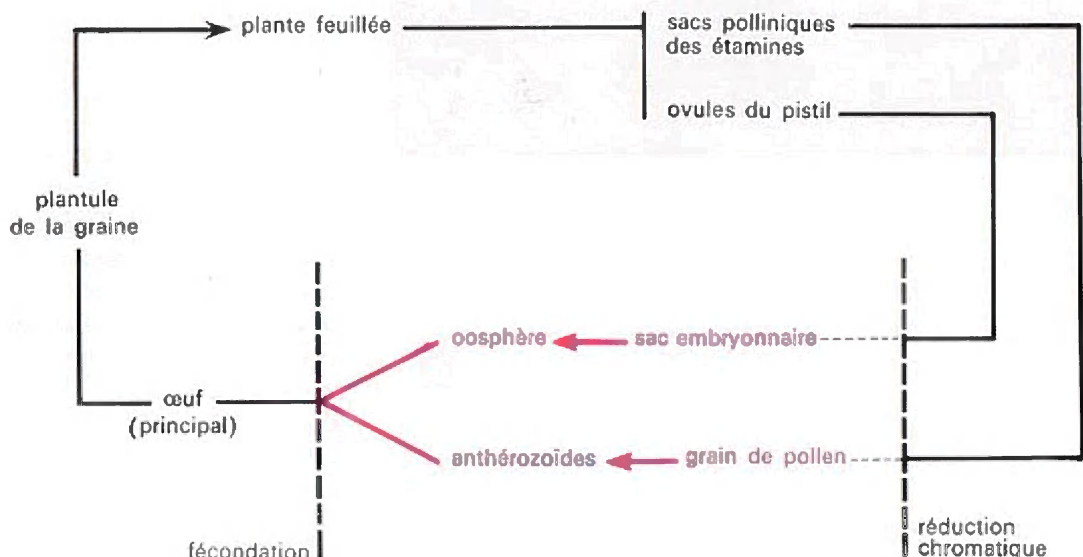
germination hypogée

27
Pois



29

DIPLOPHASE $2n$
HAPLOPHASE n



17. La reproduction végétative

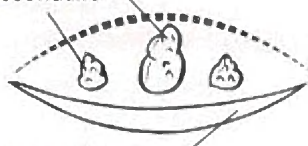
CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LA

Un animal unicellulaire peut se multiplier par division ; une Éponge, une Hydre, beaucoup de Vers, d'autres Invertébrés encore peuvent se multiplier à partir de fragments qui régénèrent ce qui manque pour constituer des individus complets. Il en est de même de la plupart des plantes (boutures...). En aucun de ces cas il n'est question de fécondation ; il s'agit de *reproduction asexuée* ou *reproduction végétative*.



bourgeon principal

bourgeon secondaire



feuille réduite à un bourrelet

1 ÉTUDE DE TUBERCULES DE POMME DE TERRE

● La situation des tubercules sur la plante peut être précisée en déterrants avec précaution, en été, la base d'un pied de Pomme de terre **1**. Où se trouvent, par rapport aux tiges dressées :

- le tubercule flétri ? les tubercules lisses ?

Que signifient :

- la présence d'un seul tubercule flétri par pied de Pomme de terre ?

- le fait que les tubercules lisses restent peu nombreux et petits chez les plantes dont les feuilles ont été dévorées par des Insectes ?

● Examinez une pomme de terre du commerce, non germée : elle porte des « yeux » **2** et, à l'une de ses extrémités, la trace de son ancien point d'attache sur la plante. Dessinez les deux extrémités du tubercule ($\times 1$).

● Examinez un tubercule germé ; comparez-le au tubercule flétri de la figure **1** ; dites où se sont formés les germes et ce qu'ils deviennent dans la plante adulte. Faites des dessins annotés d'un œil et d'un germe. Donnez les arguments permettant de considérer le tubercule comme une portion de tige. (Rappelez-vous qu'une tige porte des feuilles ou des cicatrices foliaires et souvent des bourgeons.)

● Sectionnez un tubercule ; grattez la surface de section avec un scalpel et déposez la pulpe obtenue en trois amas distincts sur le fond d'une soucoupe ; mettez sur l'un d'eux un peu de solution iodée ; faites sur le second la réaction xanthoprotéique et sur le troisième la réaction du *biuret*. Conclusion de ces expériences ? D'où proviennent les substances accumulées dans le tubercule ? A quoi serviront-elles ?

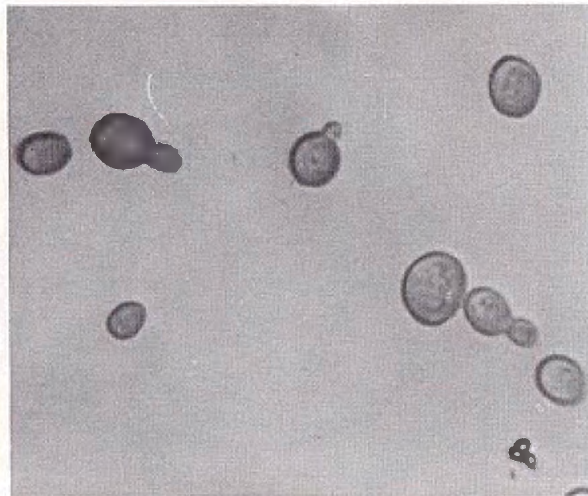
1

2

REPRODUCTION

2 BOURGEONNEMENT DE LA LEVURE DU BOULANGER 3

Délaissez une pincée de levure dans un demi-verre d'eau tiède additionnée d'un morceau de sucre. Examinez une goutte du mélange au microscope : dessin - Versez le reste au fond d'un petit cristalliseur et laissez à douce température 1 heure ou 2. Examinez alors une autre goutte : dessin, interprétation.



3 x 800

3 SPORULATION ET GERMINATION DES SPORES D'UNE MOISSURE DU GENRE PENICILLIUM 4

Sur la section fraîche d'un « roquefort » ou d'un « fromage bleu », prélevez, gros comme une tête d'épingle, de la *partie verte* ; écrasez entre lame et lamelle dans une petite goutte d'eau (une zone sèche doit entourer la préparation sous la lamelle) ; faites plusieurs préparations ; laissez-les 8 jours en atmosphère humide (dans une conserve sur du coton humide par exemple) puis observez au microscope (sans déplacer la lamelle) les fructifications productrices de spores ; dessinez.

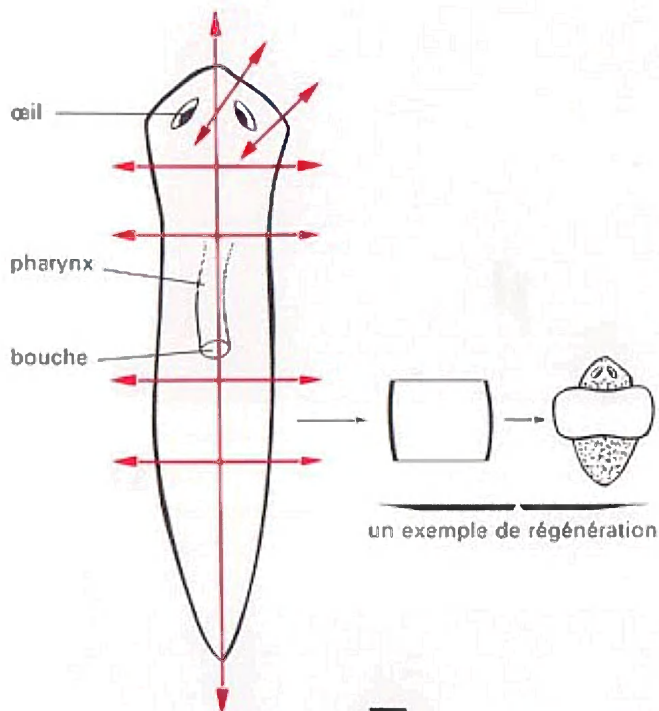
Prélevez un petit fragment de la *partie blanche* ; placez-le sur une lame dans une goutte d'eau puis dispersez dans l'eau un peu de la poussière verte (spore) prélevée avec une aiguille sur le fromage ; écrasez doucement le tout sous une lamelle (l'eau doit remplir tout l'espace recouvert par celle-ci) ; faites plusieurs préparations et placez-les en atmosphère humide pendant 2 ou 3 jours puis observez au microscope les spores en voie de germination ; dessinez.



4 x 300

4 RÉALISATION D'UNE BOUTURE

Prenez de jeunes rameaux de Bégonia, Géranium cultivé, Œillets, etc.. Avec des ciseaux, diminuez la surface des feuilles ; respectez soigneusement les bourgeons. Écrasez légèrement la base de chaque rameau avec un caillou avant de l'enfoncer dans la terre humide. Conservez dans un local tiède, à la lumière normale. Au bout d'une quinzaine de jours déterrez quelques boutures. Dessinez.



5

Les flèches indiquent différentes possibilités de fragmentation complète ou non.

5 RÉGÉNÉRATION DES PLANAIRES 5

Ces petits vers plats vivent dans les eaux douces, tranquilles, sous les pierres ou parmi les végétaux. Placez sur le sol, et de façon que chacune soit à demi dans l'eau, de petites bandes de foie de bœuf cru (3×6 cm environ). Agitez chaque bande toutes les 20 minutes dans l'eau d'une cuvette. Rincez la récolte plusieurs fois avec l'eau du milieu exploré (évitez la vase); transportez-la dans un flacon de cette eau.

Pour l'élevage : répartir les Vers dans des flacons d'eau claire (eau d'Évian par exemple) - obscurité - milieu tiède (20° environ : l'excès de froid ou de chaud est nuisible) ; l'eau doit être changée deux à trois fois par semaine ; les animaux seront nourris une fois par semaine de petits morceaux de foie frais ou de jaune d'œuf dur (enlever les déchets au bout de trois heures - changer l'eau).

Expérience.

Lorsqu'elles ont au moins 1 cm de longueur, les Planaires peuvent être coupées transversalement en deux ou plusieurs morceaux avec une lame de rasoir. Suivre la régénération les jours suivants. Dessins. On pourra aussi essayer des sections obliques partielles ou au des sections longitudinales.

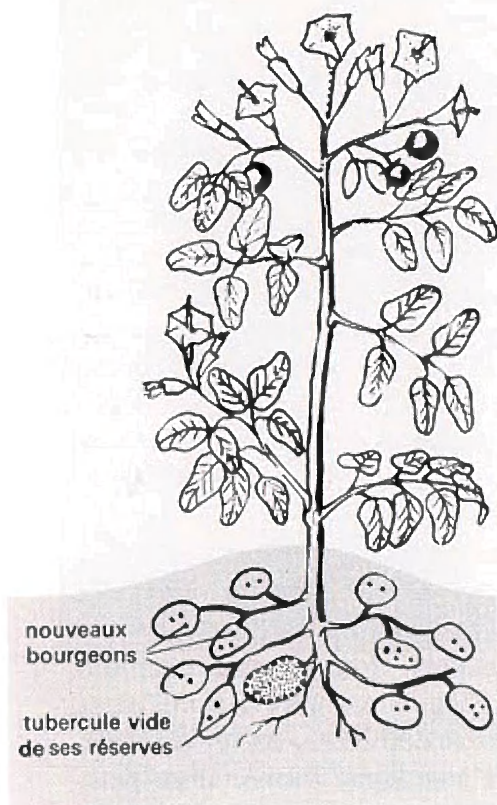
REPRODUCTION VÉGÉTATIVE

La reproduction asexuée joue souvent un rôle important, quelquefois même prépondérant, dans la multiplication de nombreux Invertébrés et dans celle des Végétaux.

1 MULTIPLICATION DES PLANTES PAR FRAGMENTATION

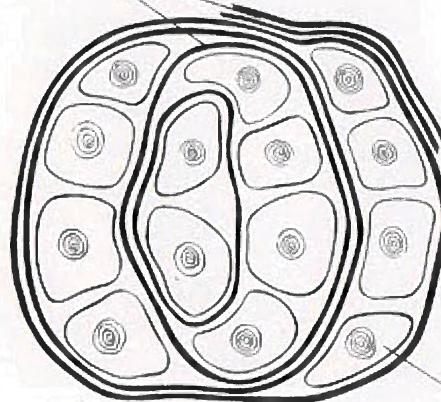
On parle de **marcottage** lorsque la fragmentation intervient après la formation des racines : *plantes à stolons* (Fraisiers...) ou à *rhizome* (Orties, Fougères, Iris...).

Dans tous ces cas la destruction spontanée des stolons ou des parties anciennes du rhizome provoque la séparation en individus distincts.



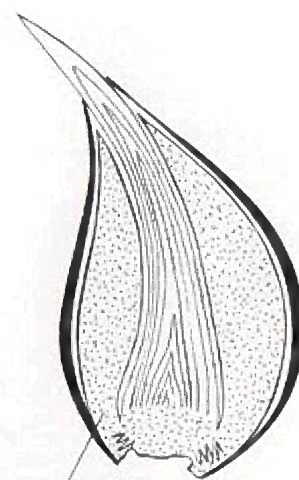
6

tuniques (bases de feuilles)



Coupe dans une tête d'Ail.

7



une bulbille (bourgeon axillaire)

Coupe dans une gousse d'Ail.

Il y a **bouturage**, lorsque les fragments se séparent de la plante avant leur enracinement : plantes à tubercules **6**, à bulbillles **7**, etc., ou se multipliant par des fragments quelconques (Élodées 1^{re} D page 300).

Chez la *Pomme de terre* **6**, les tiges aériennes pourvues de feuilles vertes produisent à leur base des rameaux souterrains horizontaux et ramifiés dont les feuilles sont réduites et non chlorophylliennes. Pendant la belle saison, une partie des substances synthétisées dans les parties aériennes émigrent vers l'extrémité de chaque rameau souterrain qui se renfle en *tubercule*. La plante meurt en hiver sauf les tubercules nouveaux qui demeurent en place à l'état de vie ralentie. De chacun naîtra, au printemps suivant, une nouvelle plante par développement de nouveaux rameaux à partir des bourgeons des « yeux » ; ce tubercule se flétrit au fur et à mesure que ses réserves sont utilisées pour la croissance de la nouvelle plante.

2 MULTIPLICATION PAR SPORES CHEZ LES CRYPTOGAMES

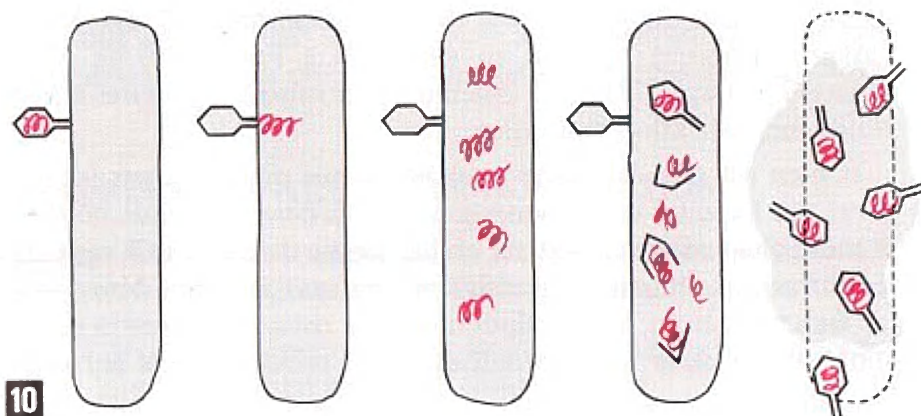
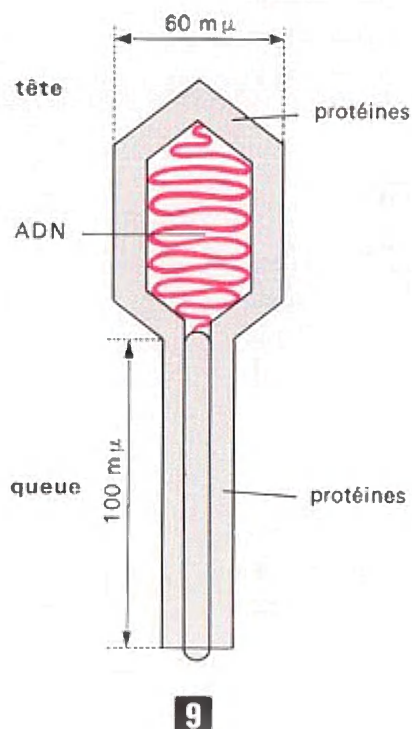
Le mot *spore* peut recouvrir des réalités très différentes. On appelle ainsi de minuscules cellules à paroi résistante. Dispersées en nombre immense par le vent, elles jouent souvent un double rôle de multiplication et de dispersion. Chez les *Penicillium* les spores naissent en chapelets à l'extrémité de filaments particuliers (figure **3**, page 227) grâce chacune à une mitose ordinaire. Il s'agit alors vraiment d'une multiplication végétative.

Il n'en est pas de même pour les spores produites par les sporanges des Fougères, les lamelles des Champignons à chapeau, etc., qui, nées à la suite d'une réduction chromatique, font en réalité partie du cycle de la reproduction sexuée (tétraspoires). La plupart des moisissures peuvent produire deux types de spores. Chez les Bactéries, enfin, la sporulation ne joue aucun rôle dans la reproduction : chaque spore résulte de la transformation d'une cellule en une sorte de kyste (spore de résistance).

3 MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE DES ÊTRES UNICELLULAIRES, DES BACTÉRIES ET DES VIRUS

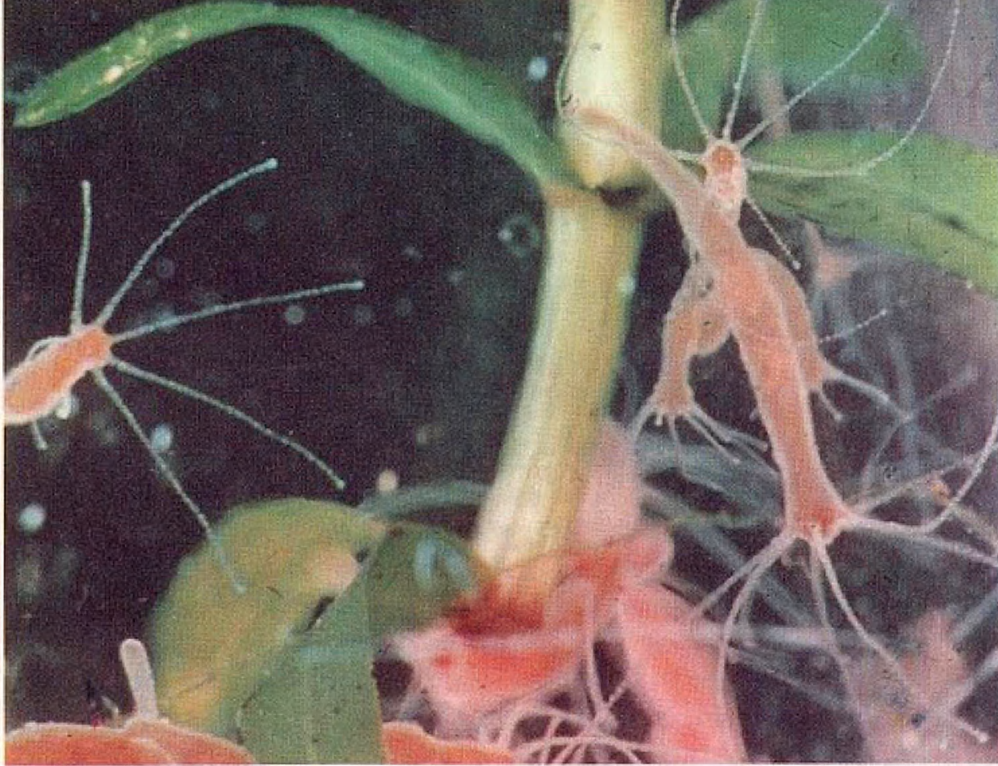


Bactérie attaquée par des Bactériophages. (x 50 000)



Les Bactéries (exercice n° 1, page 284), les Levures (exercice 2 page 227), les Algues unicellulaires et les Protozoaires (Paramecie, Amibe...) se multiplient par *division cellulaire*. Les deux cellules filles sont généralement identiques ; chez les Levures cependant l'une des cellules, plus petite, est appelée *bourgeon*. Elle grandit et bourgeonne à son tour. En quelques heures toutes ces espèces peuvent donner, à partir d'un individu unique convenablement nourri, un nombre astronomique de descendants.

Le cas des *Virus* est un peu particulier : plus petits que les Bactéries ($0,01 \mu$ à $0,1 \mu$), ils ont une structure très simple et ne peuvent se reproduire à partir de leur seule substance. Ce sont des parasites obligatoires. Prenons pour exemple un Bactériophage 8 (ou « Phage » par abréviation), ainsi nommé parce qu'il contamine et détruit les Bactéries. Il est constitué à l'état libre d'une enveloppe formée d'un petit nombre de molécules protéiques entourant une seule molécule d'ADN 9. Dans cet état, le Phage est une particule inerte ne présentant aucune des manifestations de la vie. Il ne devient actif que s'il peut infecter une Bactérie 10. Collé par sa partie étroite contre la membrane bactérienne, il la perfore puis injecte son ADN dans la cellule, abandonnant à l'extérieur son enveloppe protéique devenue inutile. L'ADN viral va alors utiliser les constituants de la Bactérie pour produire, d'une part d'autres molécules d'ADN viral, d'autre part les protéines nécessaires à la fabrication des enveloppes correspondantes. Aussi, cet ADN parasite peut-il provoquer la formation, aux dépens des matériaux bactériens, de nombreux Phages nouveaux que la désagrégation de la Bactérie contaminée libère dans le milieu ambiant. En un quart d'heure, chaque Phage peut ainsi induire la formation de plusieurs centaines de Phages de même nature. Vous comprendrez mieux ces processus lorsque vous aurez étudié le rôle de l'ADN dans les synthèses cellulaires (pages 288 à 290).



11

4 MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE CHEZ LES ANIMAUX PLURICELLULAIRES (MÉTAZOAIRE)

● Polyembryonie

La multiplication végétative ne peut se produire qu'à l'état embryonnaire chez les animaux d'organisation complexe tels que les Vertébrés, Arthropodes, Mollusques, par séparation des premières cellules lors de la division de l'œuf. Cette production de vrais jumeaux est un phénomène exceptionnel (figure 1, page 235). Il peut néanmoins devenir la règle chez quelques espèces, c'est le cas des Tatous, sorte de Mammifères d'Amérique tropicale dont l'œuf donne toujours 4 individus de même sexe (ou 9 selon les espèces). C'est aussi celui de certains petits Hyménoptères qui pondent dans le corps des Chenilles : chaque œuf se fragmente en une cinquantaine d'embryons !

● Scissiparité

Vous avez, peut-être, pu observer la régénération de Planaires (exercice 5, page 228). Chez certains de ces vers la multiplication par division du corps s'effectue régulièrement de façon spontanée. Les régions antérieures et postérieures bien que normales en apparence se comportent, à un certain moment, de façon indépendante et tendent à se mouvoir en sens inverse. Une déchirure transversale se produit puis chacun des deux fragments régénèrent les parties manquantes. Notons ici que tout être capable de se multiplier par fragmentation est capable de régénération mais que la réciproque n'est pas vraie : cas de nombreuses Planaires mais aussi des Lézards dont la queue repousse lorsqu'elle a été coupée, des Tritons, des Crabes, dont les pattes sont capables de régénération.

● Bourgeonnement et scissiparité

La séparation du corps en plusieurs parties, phénomène caractéristique de la scissiparité, peut être précédée par la prolifération des tissus, nécessaire pour compléter les fragments qui vont s'isoler. Ainsi peuvent se constituer, chez de nombreuses espèces de *Vers Annélides*, de véritables chaînes d'individus qui se séparent ensuite. Chez les *Hydres d'eau douce* 11 (et de nombreux autres Cœlentérés) des bourgeons latéraux se développent au cours de la belle saison et deviennent des Hydres-filles qui peuvent rester en relation avec la mère ou se libérer.

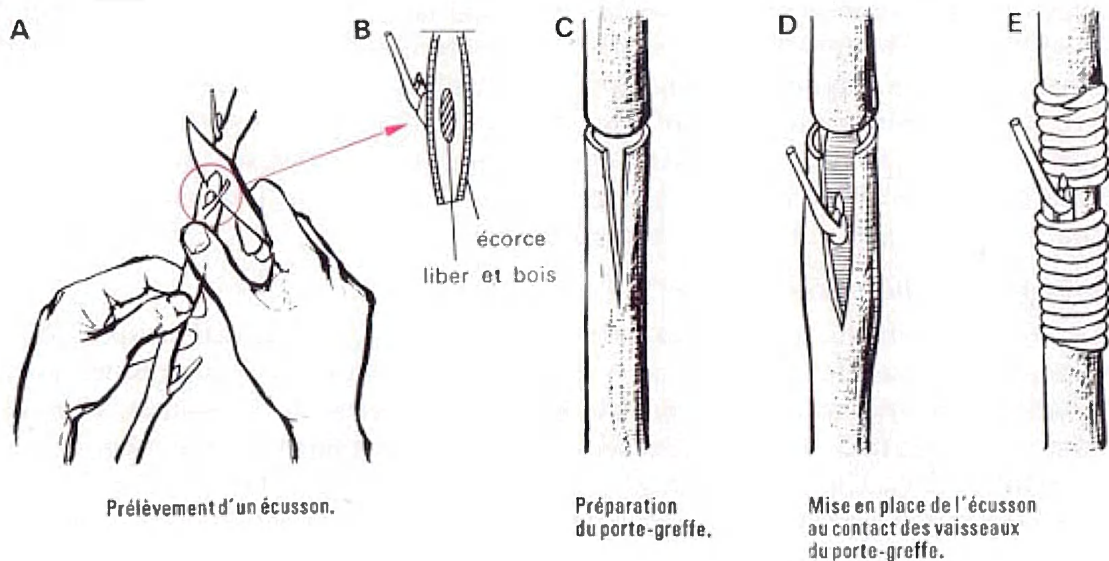
La connaissance des phénomènes de reproduction présente pour l'Homme une grande importance théorique et pratique. Marcottage et bouturage artificiels sont utilisés depuis la plus haute antiquité pour multiplier certaines plantes cultivées. L'Homme a inventé la *greffe*, sorte de bouturage d'une plante sur une autre plante **12**. Nous verrons dans un autre chapitre (page 270) comment la multiplication sexuée peut permettre d'obtenir des variétés nouvelles de plantes et d'animaux.

1 COMPARAISON ENTRE MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE ET MULTIPLICATION SEXUÉE

Quand elle existe, la multiplication végétative se produit, le plus souvent, chez des individus non sexuellement mûrs et qui bénéficient de conditions favorables de développement (nourriture, température...).

On appelle *clone* l'ensemble des individus nés d'un même individu par la multiplication végétative ; ils sont identiques entre eux et identiques à celui qui leur a donné naissance. Ce sont des sosies parfaits. Au contraire, les individus nés de la reproduction sexuée, c'est-à-dire d'œufs différents, sont tous différents. Les différences entre enfants d'un même couple découlent des phénomènes de la méiose et de la fécondation (page 267).

Il résulte de ces faits que lorsqu'un individu vit dans un milieu qui lui convient parfaitement, sa multiplication par voie végétative place automatiquement ses descendants, qui lui sont identiques, dans de bonnes conditions. En contrepartie, si les conditions deviennent néfastes (période inhabituelle de gelées, épuisement des réserves nutritives, accumulation de déchets...) tous ces individus risquent de disparaître, à moins qu'ils ne puissent se disperser activement (animaux) ou passivement, par le vent, les courants... (spores, boutures des végétaux, animaux aquatiques).

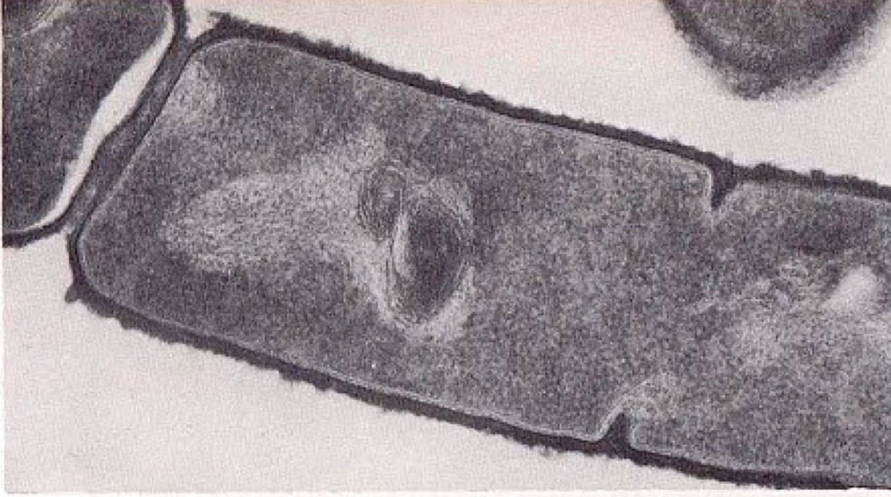


12

Greffe en écusson.

13

x 44 300



La reproduction sexuée, quant à elle, produit des individus aux dons variés mais dont la réussite dans le milieu où vivent les parents n'est pas, de ce fait, automatiquement assurée. Par leurs qualités différentes ils pourront cependant, surtout s'ils peuvent se disperser, conquérir d'autres conditions d'existence ; d'autre part, si le milieu vient à se modifier, certains seront peut-être plus aptes que d'autres à supporter les conditions nouvelles. *La reproduction sexuée facilite l'adaptation de l'espèce aux variations du milieu.*

2 SEXUALITÉ N'EST PAS SYNONYME DE MULTIPLICATION

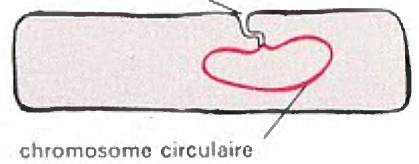
La sexualité des Bactéries

Les différences entre les enfants d'un même couple proviennent de la nature différente des ADN qui constituent leurs chromosomes (page 169). Tous les individus d'un même clone possèdent, au contraire, les mêmes ADN. Il en est ainsi, en particulier, pour toutes les Bactéries issues de la même cellule. Certaines peuvent cependant être modifiées par l'intervention de phénomènes sexuels non accompagnés de reproduction. L'existence de tels phénomènes chez les Bactéries est une découverte récente.

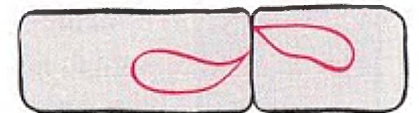
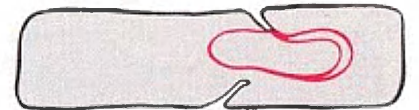
Dépourvues de véritable noyau, les Bactéries possèdent un *corps central* 13 formé d'une molécule unique d'ADN qui, pelotonnée sur elle-même pendant les phases de repos, apparaît, lors de la division cellulaire, sous l'aspect d'une boucle fixée, en l'un de ses points, sur une invagination de la membrane cytoplasmique. Ce *chromosome bactérien circulaire* est généralement unique. Lors de chaque division, il se dédouble par fission progressive à partir de son point de fixation ; en même temps, l'invagination de la membrane cytoplasmique en plusieurs points opposés détermine la formation d'une membrane entre les deux cellules-filles 14 et 15. Certaines Bactéries possèdent en outre un ou plusieurs autres chromosomes circulaires plus petits, les *épisomes*, transmis par fission dans les cellules-filles.

La plupart des Bactéries se multiplient seulement de façon végétative. Cependant certaines manifestent un comportement sexuel : il s'agit de *Colibacilles* porteurs d'un épisome appelé F. Si l'on réunit un individu F+ (porteur de F) à un individu F— (dépourvu de F) le premier va se comporter en mâle et transmettre, par l'intermédiaire d'un pont cytoplasmique, un épisome F à son partenaire qui, de ce fait, devient F+.

invagination de la membrane cytoplasmique

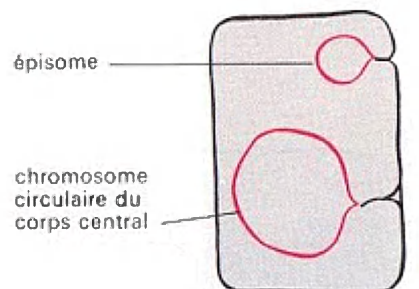


chromosome circulaire



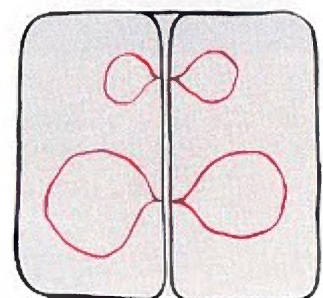
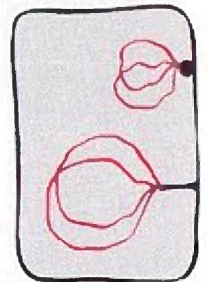
division d'une bactérie F — 14

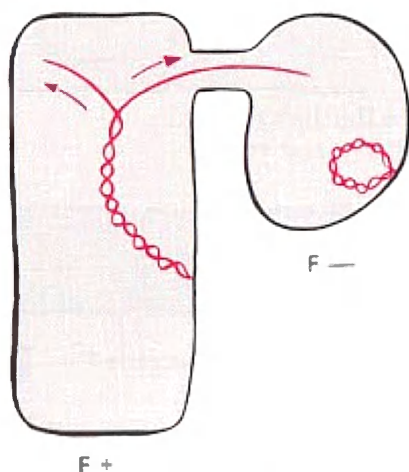
division d'une bactérie F + 15



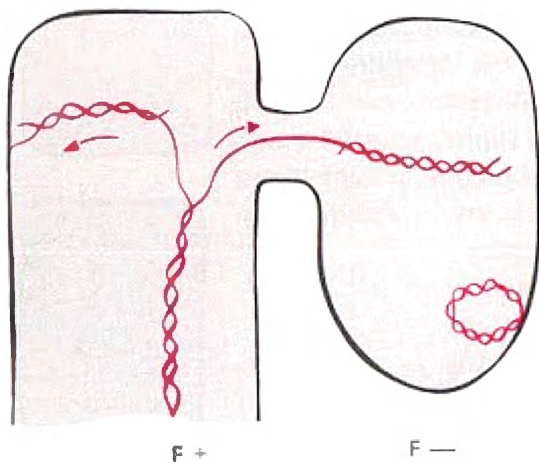
épisode

chromosome circulaire du corps central





16



Il arrive, en outre, dans certains clones (et c'est là le fait le plus intéressant) que l'épisome F puisse s'attacher au chromosome circulaire normal de la Bactérie ; ce chromosome s'ouvre à l'endroit où F est venu s'attacher et devient linéaire. Il peut se fissurer comme tout chromosome et l'un des chromosomes-fils sera cédé, lors du phénomène sexuel, à une Bactérie 16 . Son transfert s'effectue lentement, par le pont cytoplasmique ; l'introduction totale demandant environ une centaine de minutes. Lorsqu'un facteur extérieur tel que l'agitation du milieu (que l'expérimentateur peut provoquer au moment voulu) vient interrompre la conjugaison : la Bactérie réceptrice emporte seulement un fragment du chromosome de la Bactérie donatrice, fragment qui s'intègre finalement au chromosome préexistant. D'une telle Bactérie dérivera, par division, un clone possédant des capacités nouvelles. Son étude permettra de préciser le rôle de la portion correspondante d'ADN. Grâce aux particularités de leur sexualité, les Bactéries ont permis l'analyse fine du mode d'action des ADN dans les synthèses et les régulations cellulaires (page 291).

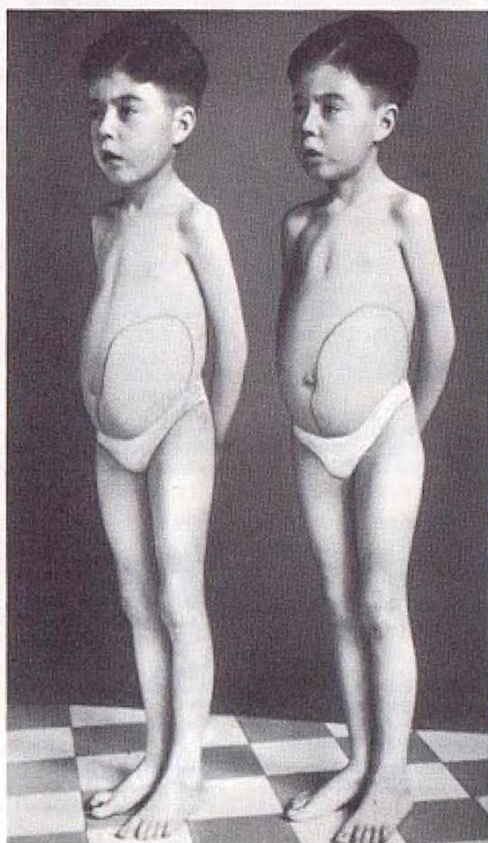
Retenez surtout, pour l'instant, qu'il y a sexualité chaque fois qu'il y a transfert d'ADN d'une cellule dans une autre. Facteur de différenciation, le phénomène sexuel est une cause importante de variabilité des individus. Ce sont ces différences entre individus de la même espèce que l'on cherche à expliquer en étudiant les lois de la transmission des caractères héréditaires (Chapitres 19 à 22).

Hérédité : lois statistiques de la transmission des caractères héréditaires

Une passionnante question se pose à chaque génération : « Comment sera l'enfant qui va naître ? Ressemblera-t-il à son père ou à sa mère, à un grand-parent ou à un plus lointain ancêtre ? » Comment des frères et sœurs, issus des mêmes parents (mis à part le cas particulier des vrais jumeaux) **1** peuvent-ils être aussi différents de taille, de caractère, même s'ils sont nés le même jour (faux jumeaux) **2** ? Peut-on prévoir les caractères de la descendance d'un couple donné, d'animaux ou de plantes dont on connaît la lignée ? Il s'agit là d'un problème de génétique ou science de l'hérédité, chapitre de biologie moderne aujourd'hui en plein essor.

L'atavisme (du latin *atavus*, ancêtre) est la réapparition, chez un enfant, des caractères d'un ancêtre absents chez les parents. Ainsi, de deux parents aux yeux noirs peut naître un enfant aux yeux bleus comme ceux d'un grand ou arrière-grand-parent, fait constaté mais inexplicable avant l'avènement de la génétique.

Les chapitres suivants donneront quelques notions sur l'important problème de la transmission aux descendants des caractères des parents : dans l'espèce humaine, chez les animaux et chez les végétaux. Il vous faudra cependant, avant d'aborder l'étude proprement dite de l'hérédité, acquérir une idée plus précise de ce que les biologistes entendent par variation, espèce, hybridation.

**1**

Deux vrais jumeaux. Nés du même œuf, ils ont le même génotype ; leur ressemblance est parfaite. Ces deux frères, de même stature, présentent une même hypertrophie de la rate (dont les contours ont été dessinés).

**2**

Nées de deux œufs, ces deux « fausses jumelles » n'ont pas le même génotype. Elles diffèrent entre elles autant que deux sœurs ordinaires nées à des années d'intervalle.

18. La variation

EXERCICES

Vous avez trouvé dans la campagne des Violettes et vous voulez savoir de quelle espèce il s'agit. (Si vous n'avez pas de Violettes, l'exercice n'en sera que plus facile ! Faites-le tout de même et vous le reprendrez avec plus d'intérêt lorsqu'enfin vous aurez la ou les plantes souhaitées.)

Lisez attentivement le tableau ci-dessous **1**, extrait de la *Flore complète portative de la France et de la Suisse* par G. Bonnier et G. de Layens (pages 36 et 37)¹.

● Si vous n'avez cueilli que les fleurs, pourrez-vous déterminer l'espèce à laquelle votre

1. Le genre *Viola* correspond aux *Violettes* (2 pétales dressés) et aux *Pensées* (4 pétales dressés). Il n'est fait mention ici que des Violettes.

plante appartient ? Comment faut-il prélever les échantillons si l'on veut faire une détermination ?

● Quels instruments vous faudra-t-il pour examiner les caractères de la plante ?

● Le tableau ne se lit pas comme un livre ordinaire ; c'est un tableau dichotomique (du grec : *dichotomein*, couper en deux), c'est-à-dire dont les phrases se subdivisent de deux en deux au moins. Justifiez cette appellation en citant un passage précis du tableau.

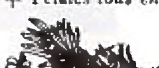
● Si vous disposez réellement d'un pied de *Viola*, déterminez-le, puis indiquez de façon précise les caractères qui ont permis sa détermination. Si vous hésitez, dites pourquoi.

1

VIOLA. VIOLETTE. —

- Les 2 pétales supérieurs seuls dressés (exemple : H) :
- Pédoncules tous à la base, partant du sol, soit de l'extrémité de la tige souterraine, soit de tiges rampantes.
 - Stigmate arrondi P ;  plante sans poils ou à feuilles très divisées..... **Série 1** → p. 37.
 - Stigmate aigu et courbé HR ;  plante plus ou moins poilue, à feuilles non divisées..... **Série 2** → p. 37.
 - Pédoncule partant à une certaine distance au-dessus du sol, sur des tiges aériennes plus ou moins dressées et feuillées.
 - * Limbe des feuilles de la base nettement plus long que large..... **Série 3** → p. 37.
 - * Limbe des feuilles de la base aussi large ou presque aussi large que long..... **Série 4** → p. 37.

VIOLARIÉES

- Série 1**
- △ Feuilles très divisées PI ;  à lobes disposés en éventail. (Rochers, prés ; fl. violettes : 4-15 c. ; j.-at. ; v.)
 - △ Feuilles non divisées VP, finement dentées tout autour ; fleurs sur de longs pédoncules courbés au sommet avant la floraison ; fruit plus ou moins arrondi au sommet. (Marais, fossés, tourbières ; fl. d'un bleu pâle veiné de violet ; 5-15 c. ; m.-ju. ; v.)
- Série 2**
- ⊕ Fleurs non odorantes ; pétales, en général, tous nettement échancrés H ;  Bois, prés ; fl. violettes, rarement blanches ; 3-20 c. ; m.-m. ; a. ;
 - ⊖ Fleurs ordinairement plus ou moins odorantes.
 - + Pétale inférieur seul nettement échancré O. (Endroits frais ; fl. violettes ou blanches ; longueur variable ; m.-m. ; v.)
 - + Pétales tous entiers. → Voyez *V. mirabilis*, p. 37.
- Série 3**
- Tiges aériennes ligneuses, à écorce grise ;  feuilles à limbe très allongé AR, beaucoup plus long que leur pétiole. (Endroits incultes ; fl. violettes ; 7-20 c. ; a.-o. ; v.)
 - Tiges aériennes herbacées ; feuilles à limbe assez large ordinairement ; tiges aériennes fleuries situées sur le prolongement même des divisions de la tige souterraine ; stipules ciliées C ou dentées VE ; feuilles ovales CA ou très allongées VE. (Espèce à formes nombreuses.) (Endroits incultes, bois ; fl. d'un bleu violacé, blanchâtres, blanches ou jaunâtres ; 3-40 c. ; av.-j. ; v.)
- Série 4**
- ↔ Fleurs sans odeur ; stipules divisées ou frangées S ;  tiges aériennes fleuries situées ordinairement au-dessous d'une ou plusieurs feuilles, de façon que les ramifications de la tige souterraine se terminent par 1, 2 ou plusieurs feuilles en rosette. (Espèce à formes nombreuses. — Parfois fruit poilu, tiges grises, feuilles de la base obtuses : *V. arenaria* DC.) [Bois ; fl. violettes, d'un violet-bleu ou bleues ; 1-3 d. ; m.-m. ; v.]
 - ↔ Fleurs odorantes ; stipules entières bordées de cils fins MI ;  fleurs toujours de 2 sortes, celles de la base colorées, celles des tiges aériennes sans pétales. (Bois, coteaux ; fl. bleuâtres ou d'un bleu rougeâtre, rarement blanchâtres ; 1-3 d. ; av.-m. ; v.)
- Viola pinnata L.**
Viola pinnatifida
Alpes de la Savoie et du Dauphiné (rare) (hautes régions).
Viola palustris L.
Viola des marais.
Montagnes et çà et là.
- Viola hirta L.**
Viola hérissée.
Commun.
- Viola odorata L.**
Viola odorante.
Très commun.
- Viola arborescens L.**
Viola arborescente.
Région méditerranéenne (rare).
- Viola canina L.**
Viola des chiens.
Montagnes et çà et là (très rare dans les plaines méridionales).
- Viola silvestris Lam.**
Viola des bois.
Commun. [S]
- Viola mirabilis L.**
Viola étonnante.
Est, Alpes, Cévennes (rare).

Remarque : les abréviations portées près de chaque nom d'espèce (ex. *Viola hirta* L.) correspondent au nom de l'auteur ayant donné ce nom à l'espèce (ici, Linné ; de même Lam. signifie Lamarck, etc.).

● Le botaniste P. Fournier écrit : « En récoltant des Violettes, notez soigneusement la forme et la couleur des pétales, de l'éperon, l'absence ou la présence de parfum et, pour les hybrides, les espèces du voisinage. » Dans *La flore complétive de la plaine française*, il s'efforce de recenser les différentes variétés de chaque espèce de plantes. Voyez ci-après

2 les indications simplifiées relatives aux 3

espèces de Violettes les plus communes ; si votre plante correspond à l'une de ces espèces, essayez de pousser plus loin vos investigations. Si vous perdez pied, lisez le reste du chapitre : vous comprendrez mieux pourquoi la détermination d'une espèce végétale ou animale peut être un exercice difficile, même pour un spécialiste, et que l'inventaire des espèces (au sens où Cuvier entendait ce mot : page 239) est loin d'être achevé. Trop d'espèces ne sont encore décrites que d'après des exemplaires de collections sans avoir fait l'objet d'expériences précises menées dans des milieux divers et portant sur plusieurs générations.

2

Les variétés de l'espèce VIOLA SILVESTRIS LAMARCK

● Partie la plus inférieure des tiges sans écailles au-dessus de la rosette des feuilles.

= Capsule toujours glabre, fleurs et feuilles grandes

— Pétales allongés, violacés, éperon grêle non échancré, de couleur foncée ; appendices des sépales courts ; fleurs : 14-20 mm ; stipules colorées sur les bords. Stigmates velus des deux côtés. Plutôt calcicole. CC
V. silvestris Kit

— Fleurs grandes > 25 mm, éperon bleu 3 fois plus long que les appendices des sépales - Plante stérile, très variable. La détermination ne peut se faire que sur place par comparaison avec les parents (*V. Riviniana* x *V. silvestris*).
x V. intermedia Rchb

— Pétales larges bleus à gorge blanche, éperon échancré, blanchâtre ; stigmate glabre - stipules supérieures moins frangées que les inférieures. CC
V. Riviniana Rchb

= Capsule velue, feuilles petites, presque rondes, grisâtres ; corolle très petite, lilas pâle ou blanchâtre. R
V. Rupestris Schmidt

● Partie inférieure des tiges (sous les rosettes) couverte d'écailles rouges :

Hybrides des espèces précédentes et de *V. mirabilis*.

Les variétés de l'espèce VIOLA HIRTA LINNÉ

Espèce entièrement variable, dans laquelle on a multiplié les formes tout en donnant des descriptions insuffisantes, de sorte qu'il est presque impossible de se reconnaître dans ce chaos.

On groupe habituellement ces variétés en deux sous-espèces.

● Touffes assez denses ; axe central entouré de courtes tiges ascendantes ; revêtues comme la centrale des restes desséchés des feuilles tombées qui cachent les entrenœuds ; pédoncules floraux au moins 2 fois > feuilles printanières ; fleurs : bleu lilas parfois bariolées ou blanches ; pétiole de feuilles adultes à peine 1 fois 1/2 plus long que le limbe. Lieux ensoleillés ou éclairés - précoce. - CC
V. fraterna Rchb

● Touffes lâches ou tiges isolées ; entrenœuds souvent visibles ; pétioles 2-3 fois > limbe ; éperon souvent recourbé. Forme plus tardive des lieux ombragés. - CC
V. vulgaris Rchb

Les variétés de l'espèce VIOLA ODORATA LINNÉ

Espèce moins complexe que *V. hirta*. Mais il est encore impossible d'y pratiquer des coupes systématiques ayant quelque valeur géographique.

(D'après P. Fournier).

CC : plante très commune
R : plante rare

1 NOTIONS PREMIÈRES SUR L'ESPÈCE

● Espèce linnéenne

Les naturalistes ont classé et décrit les innombrables individus, animaux et végétaux, en groupant ceux qui se ressemblent beaucoup sous un nom d'**espèce**. Ainsi peut-on parler d'un tigre, d'un chimpanzé en évoquant par ces seuls mots un animal bien déterminé. Ces mots désignent en effet l'espèce Tigre ou l'espèce Chimpanzé représentée chacune par un type connu et défini par un ensemble de caractères, réunis chez tous les individus tigres ou chimpanzés et non chez les membres d'espèces voisines.

Le naturaliste suédois Linné a décrit au XVIII^e siècle un grand nombre d'espèces qu'il a désignées par deux noms latins : *Felis tigris*, le tigre, *Felis catus*, le chat, *Felis leo*, le lion... Cette nomenclature binominale a l'avantage de faire apparaître que les trois espèces possèdent des caractères très voisins et peuvent être groupées dans un même **genre** (*Felis*).

En hommage à ce savant, les espèces qu'il a décrites sont souvent appelées *espèces linnéennes* ou *linnéons*.

● Sous-espèces - Races - Variétés

Les espèces linnéennes représentent des groupes assez vastes que l'on peut souvent subdiviser en « sous-espèces » ou races géographiques. On utilise, pour les désigner, une nomenclature trinomiale.

Ainsi, on peut décrire plusieurs sous-espèces d'Aigle doré : *Aquila chrysaetus* qui est la forme typique rencontrée en France et *Aquila chrysaetus occidentalis*, plus foncé, vivant en Espagne et dans le nord-ouest de l'Afrique. Ces sous-espèces sont souvent appelées *racés* ou *variétés*, mais ces mots du langage courant ne désignent pas toujours des sous-espèces.

Les diverses races humaines actuelles, aux limites mal définies, constituent une seule espèce (*Homo sapiens*) **3**.

3

● Hybridation

En général, la reproduction sexuée s'effectue entre individus de même espèce, le plus souvent de même race. Chez certaines plantes (Pois, par exemple), le pistil est même fécondé par le pollen de la même fleur (plantes autogames).

Cependant, la reproduction peut s'opérer entre individus de variétés différentes et, beaucoup plus rarement, entre individus d'espèces différentes mais très voisines et faisant partie du même genre (Tigre et Lion, p. ex.). Il y a alors *métissage* (du latin *mixtus*, mêlé) ou hybridation (du grec *hubris*, violence) et les produits qui en dérivent sont des *métis* (croisement de races) ou *hybrides* (croisement d'espèces). Ceux-ci présentent alors des caractères mixtes empruntés aux deux races ou espèces parentales; exemples : Chien-Loup, Mulet, Blé-Seigle parmi les hybrides d'espèces; Mouton disley-mérinos, Cheval anglo-normand, parmi les métis.

Par extension, le terme d'**hybridation**, de beaucoup le plus employé, désigne tous les croisements entre individus de races différentes, voire de même race, mais différents par un ou quelques caractères bien nets (monohybridisme ou polyhybridisme). Dans la nomenclature, les hybrides sont désignés par le signe x précédant le nom d'espèce. Exemple : x *Viola intermedia* (hybride de *V. Riviniana* x *silvestris*).

2 CRITÈRES DE L'ESPÈCE

● Définition de l'espèce

Cuvier a défini l'espèce : l'ensemble des individus qui descendent les uns des autres (notion de filiation) ou qui se ressemblent autant que s'ils descendaient les uns des autres (notion de ressemblance).

La frontière entre deux espèces voisines étant toujours délicate à établir, on a recherché des critères centrés sur les notions de ressemblance et de filiation énoncées dans la définition.

● Critère de ressemblance

Critères morphologiques

Quoique faciles à étudier, les caractères morphologiques sont difficiles à préciser en raison du polymorphisme des espèces linnéennes qui groupent une multitude de variétés. Ainsi les chiens (du Basset au Lévrier) ou les chevaux (du Poney au Pur-sang) montrent de grandes variétés de taille, de forme et de couleur, alors qu'à l'opposé des espèces différentes comme l'*Ascaris* du Porc et celui de l'Homme sont morphologiquement identiques.

Critères physiologiques

Ils peuvent aider à séparer des individus apparemment semblables. Ainsi l'*Ascaris* de l'Homme ne peut vivre chez le Porc et celui du Porc ne peut se développer chez l'Homme. L'hémoglobine présente des formes de cristallisation différentes chez les diverses espèces de Rats; grains d'amidon et composition chimique des réserves varient avec les variétés de Pois ou de Haricots comme la formule chimique des résines dans les diverses espèces de Pins. Ne reconnaissez-vous pas au goût de leurs fruits les espèces ou variétés d'Amandiers (amandes amères ou douces), d'Orangers, de Vigne..., au parfum de leurs fleurs les espèces ou variétés de Roses, de Violettes.

auto-fécondation

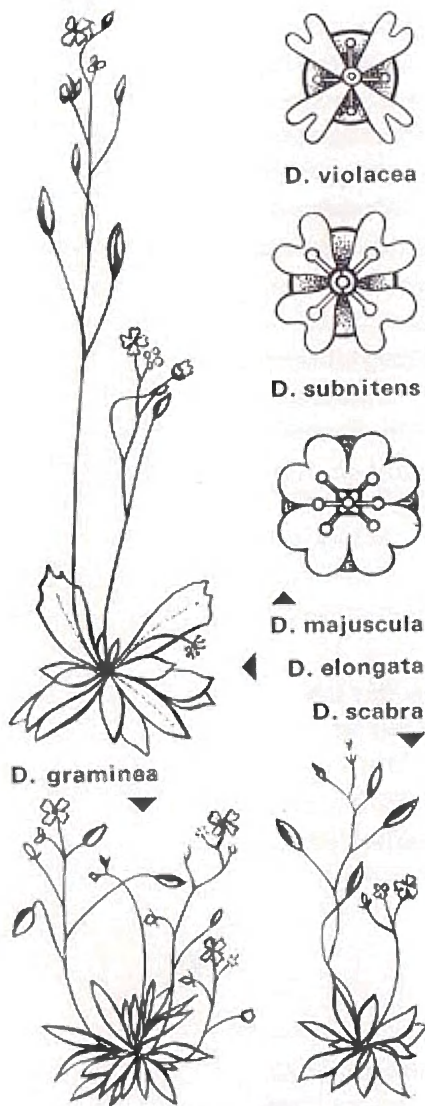
● Critère de filiation ou de descendance

Critère de fécondité

La filiation implique la fécondité entre individus de la même espèce, contrastant avec la stérilité entre individus d'espèces différentes. Ce caractère est une manifestation des affinités biologiques, biochimiques et chromosomiques des cellules reproductrices. Il assure à la fois la continuité et l'autonomie de l'espèce.

Ainsi le croisement entre Oie et Canard est impossible, l'ovule de Rainette fécondé par le spermatozoïde du Crapaud ne se développe pas. Si l'hybridation entre les espèces Ane et Cheval est possible, elle donne des animaux inféconds : mulot (âne x jument) ou bardot (cheval x ânesse). Comme toute règle, celle-ci comporte des exceptions et certains hybrides interspécifiques (Chien x Loup; Chameau x Dromadaire; Mouton x Mouflon) sont indéfiniment féconds. De tels cas s'observent plus fréquemment chez les végétaux.

Inversement, la même espèce linnéenne peut comprendre des variétés interstériles : celles de l'espèce *Erophila* (= *Draba*) *verna* L. ou Drave printanière, par exemple, aux différences morphologiques minimales portant sur la taille, la forme des feuilles, des fleurs ou des fruits 4.



Conclusions

Aucun critère de l'espèce (ressemblance morphologique, interfécondité) n'a de valeur absolue. Les caractères retenus pour décrire et limiter une espèce sont assez conventionnels et dépendent de l'appréciation du *parrain*¹. Certains naturalistes, sensibles à de petites différences, ont été des « pulvérisateurs » d'espèces, à l'encontre d'autres plus sensibles aux analogies. De plus, une espèce (Chien, Blé, Amandier, Vigne, Pomme de terre) comporte des variétés dont le nombre est souvent accru par l'élevage ou la culture, c'est-à-dire par des conditions de milieu, l'hybridation dirigée, la sélection. C'est en réfléchissant à l'impossibilité de trouver des critères indiscutables de l'espèce que Lamarck (1744-1829) fut amené à douter de la fixité des espèces, c'est-à-dire de leur création indépendante. Ce sont des études sur l'extrême variabilité des espèces domestiques sous l'effet des patients travaux de sélection des éleveurs qui ont conduit Darwin (1809-1882) à la conception évolutionniste de l'origine des espèces (voir page 376). L'étude de la transmission des caractères héréditaires nous permettra de donner ultérieurement (page 294) une meilleure définition de l'espèce.

De toute façon, une espèce bien déterminée, même lorsque ses caractères normaux ne peuvent fluctuer qu'entre des limites étroites, n'est pas immuable. Elle peut présenter des variations parmi lesquelles il faut distinguer deux formes.

1. C'est pourquoi chaque nom d'espèce doit être suivi du nom du *parrain*, c'est-à-dire de l'auteur qui en a donné le premier la description correcte. Ex. *Erophila verna* L.

1 SOMATIONS ET MUTATIONS

On appelle **somations** (grec *soma*, corps) les modifications résultant des conditions du milieu (nourriture, climat...) et qui ne se retrouvent chez les descendants que dans la mesure où ceux-ci sont soumis aux mêmes conditions **5**. Elles ne sont pas héréditaires.

Leur dépendance des conditions du milieu fait penser qu'elles n'atteignent pas les cellules reproductrices (ou germinales) mais seulement le reste du corps ou *soma*, d'où leur nom.

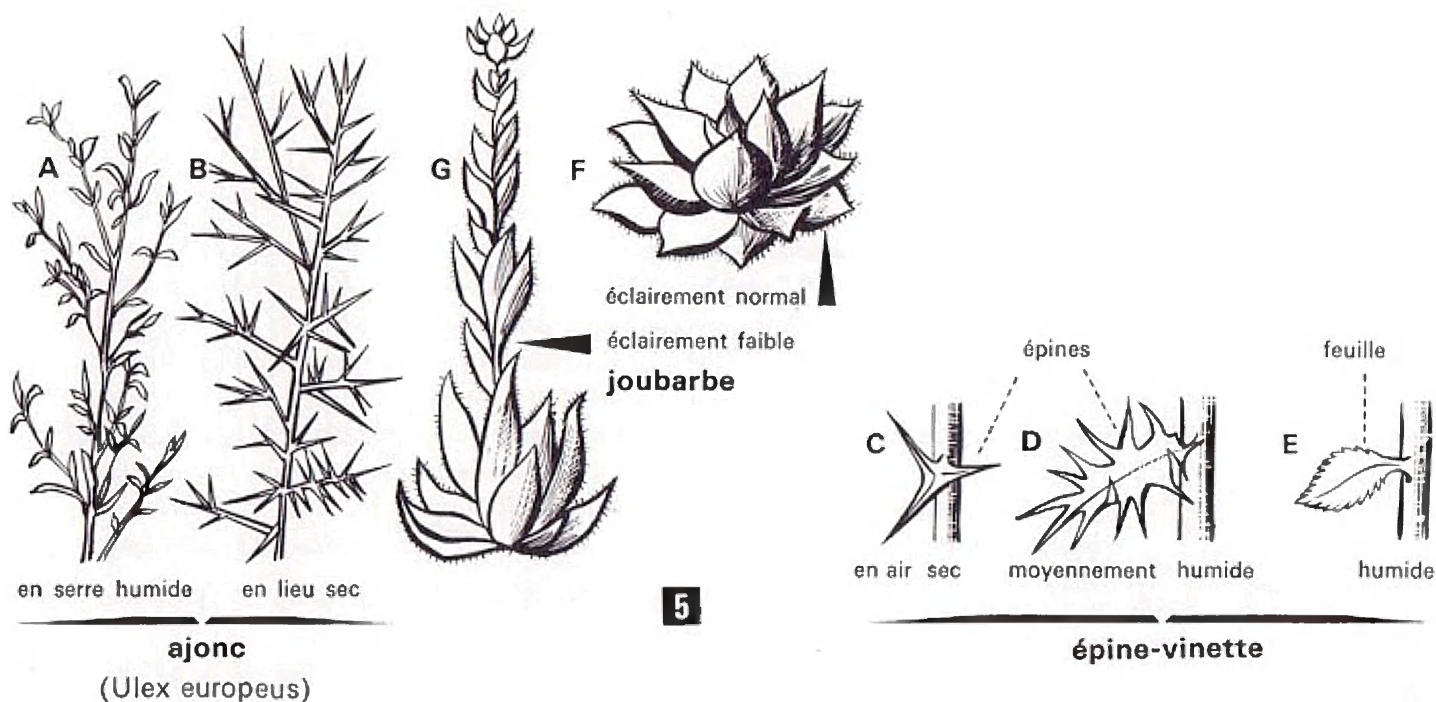
On appelle **mutation** (du latin *mutare*, changer) une variation brusque et d'emblée *héréditaire* observée dans la descendance de parents normaux. Ces variations intéressent donc non seulement le corps de l'individu qui les manifeste (*soma*) mais aussi ses cellules reproductrices (*germen*) qui les transmettent.

Ces variations germinales sans rapport direct avec les conditions du milieu se retrouvent chez les descendants, même s'ils ne vivent pas dans les conditions de vie du mutant. Elles apparaissent fortuitement chez quelques individus seulement **6**. Du fait qu'elles sont héréditaires, elles peuvent enrichir l'espèce d'une nouvelle gamme de variétés. Ainsi sont apparus, brusquement issus de parents normaux, les poules à cou nu, le mouton mérinos à laine longue et soyeuse, les chiens bouledogues et bassets, des bœufs sans cornes, des chats angora, des lapins castorrex, etc., et de nombreuses variétés de plantes.

Il est souvent impossible, lorsqu'on examine un individu isolé, de distinguer parmi ses caractères ceux qui dépendent de



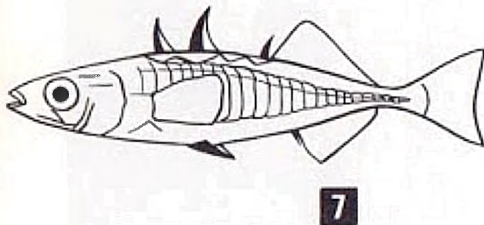
6 Épi de blé mutant (à droite) apparu brusquement sur un pied de blé normal (épi de gauche).



l'hérédité et ceux qui résultent de l'influence du milieu. S'il existe des caractères bien tranchés (couleur des yeux, forme du fruit, etc.) qui font partie du patrimoine héréditaire, d'autres ont un déterminisme plus complexe, la taille par exemple, influencée par l'hérédité, la nutrition, le climat, etc. Dans votre classe (la croissance est à peu près terminée à 18 ans), la taille des élèves varie de façon à peu près continue (de 1,52 m à 1,79 m, par exemple). L'étude de tels caractères, dits caractères fluctuants, relève de méthodes statistiques. Leur variation est *continue* lorsqu'elle peut prendre une infinité de valeurs entre deux valeurs extrêmes (ex. la taille d'un Homme). Elle est *discontinue* lorsque la variable s'exprime seulement par des nombres entiers (nombre de graines dans une cosse de Pois, par ex.).

2 ÉTUDE BIOMÉTRIQUE D'UN CARACTÈRE FLUCTUANT

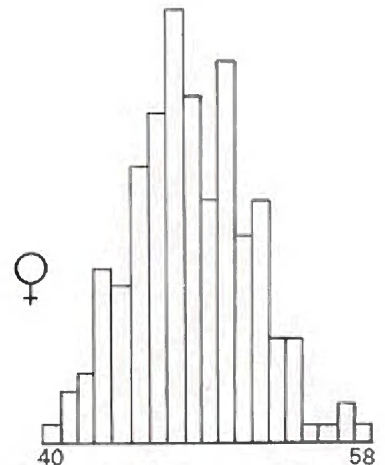
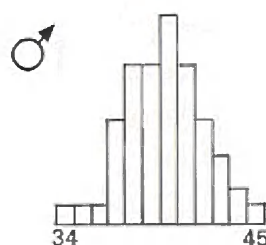
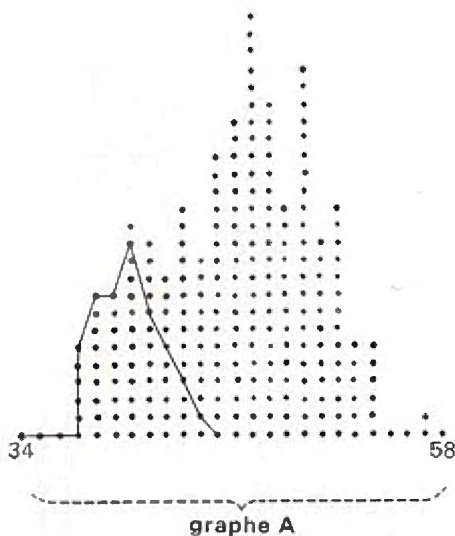
La biométrie est une méthode statistique permettant l'étude des caractères fluctuants dans une population (ensemble des individus de même espèce vivant dans un même milieu). Nous donnerons d'abord un aperçu de la méthode en étudiant deux exemples.



● 1^{er} exemple. Taille des Épinoches 7

Les Épinoches (*Gasterosteus aculeatus* L) sont des poissons très communs dans les cours d'eau tranquilles bien garnis de plantes aquatiques. L'espèce comprend plusieurs variétés se distinguant par le nombre des plaques osseuses latérales qui ornent les flancs de ces petits poissons : ces différentes variétés ont des dimensions voisines et ne se trouvent pas dans les mêmes eaux.

Les graphes ci-dessous représentent les résultats d'inventaires portant sur la longueur du corps de poissons pêchés en un même lieu 8 au mois de février.



graphe B

8

femelle									1	3	4	10	9	16	19	25	20	14	22	12	14	6	6	1	1	2	1
mâle	1	1	1	6	9	9	12	9	6	4	2	1															
mm	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58		

Le graphe A (diagramme de points) exprime les résultats sans tenir compte du sexe; en B les résultats relatifs à chaque sexe ont été exprimés par un histogramme, mode de figuration mieux adapté au cas d'une variation continue. Vous avez étudié en mathématiques d'autres modes de figuration 9 et 10. Il est aisé de voir que le graphe A résulte en réalité de la superposition des deux graphes B et qu'il peut être nécessaire, lorsqu'on étudie le caractère « taille », de tenir compte du sexe.

- Comparons le graphe A aux graphes B :

Tous ces graphes évoquent un profil montagneux : altitudes faibles vers les extrémités latérales (les tailles extrêmes ne sont représentées que par un petit nombre d'individus), un ou plusieurs sommets. Les sommets de A se retrouvent en B soit chez les mâles soit chez les femelles; mais A présente un sommet supplémentaire dû, manifestement, au chevauchement des deux ensembles qui le composent.

Le graphe A est de base beaucoup plus large que chacun des graphes B : on dit que dans le graphe A les mesures ont une *dispersion* plus grande. Une grande dispersion est généralement un signe de l'hétérogénéité d'une population. Cette hétérogénéité s'explique ici facilement, au moins en partie, les deux sexes ayant chacun leur dispersion caractéristique (34 à 45 mm chez les mâles, 40 à 58 mm chez les femelles). L'âge pourrait être aussi un facteur d'hétérogénéité dans la population; mais nous sommes en hiver (mesures faites en février) et les animaux étudiés sont vraisemblablement tous nés au printemps précédent. (Comment pouvons-nous le penser ? Pour répondre à cette question, faites l'exercice n° 1, page 254). Tous ces animaux enfin, pêchés dans le même cours d'eau, vivent dans les mêmes conditions de milieu; mais ils sont nés probablement de plusieurs couples et nous ne savons rien des relations héréditaires possibles entre la taille des parents et celle de leur progéniture. Une étude complète exigerait donc l'examen de plusieurs générations. Nous reviendrons sur ce problème.

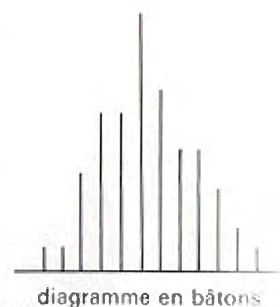
- Comparons les deux graphes B :

Ressemblances.

Chacun possède un point culminant dominant deux versants plus ou moins symétriques. On appelle *mode* la valeur correspondant au point culminant (ici 40 mm pour les mâles, 47 mm pour les femelles) : le mode est la valeur la plus fréquente d'un caractère fluctuant.

Différences.

Il y a plus de femelles que de mâles : les mâles ont-ils une mortalité plus grande ? Échappent-ils plus facilement au filet du pêcheur ? Peut-être pourrait-on répondre en étudiant d'autres populations d'Épinoches. Enfin, le polygone correspondant aux femelles est nettement plus dissymétrique et plus irrégulier (plusieurs sommets) que celui des mâles, bien qu'il corresponde à un plus grand nombre d'individus. Que faut-il en penser ? Là aussi, d'autres observations semblent nécessaires. Remarquons néanmoins que si nous avions choisi, pour intervalle des mesures, 2 mm et non 1 mm, le polygone des femelles aurait sensiblement la même régularité que celui des mâles. Cette remarque nous conduit à l'étude d'un 2^e exemple.

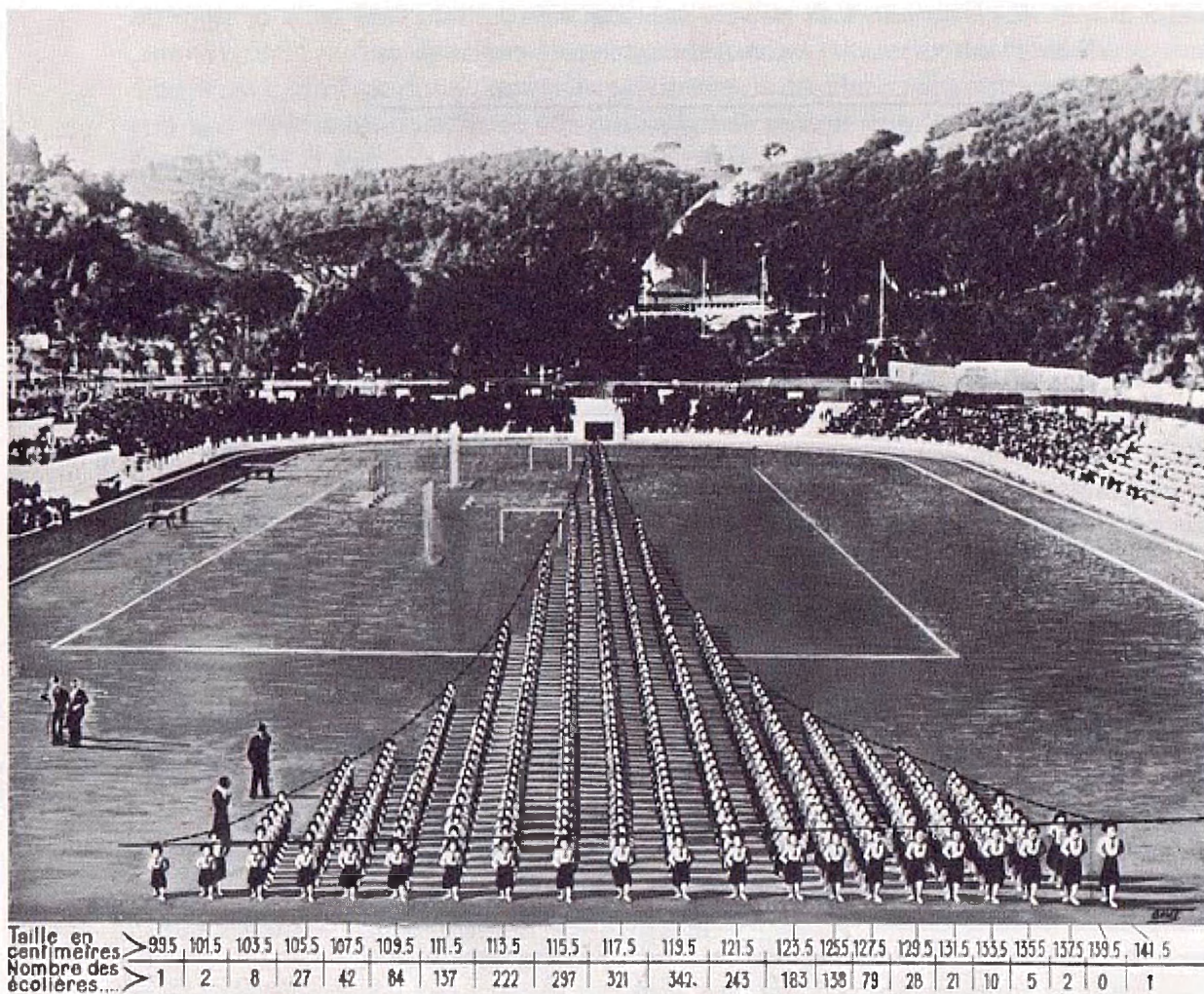


9



10

Il est facile à construire mais risque de donner l'illusion que chaque point de la courbe est représentatif.



11

• 2^e exemple. Taille de 2593 écolières âgées de huit ans.

Cette étude a été faite en 1885 dans les écoles de Saint-Louis (U.S.A.). Les résultats sont exprimés par la figure 11 sous la forme d'un *polygone de fréquence* formé par les écolières elles-mêmes. Il s'agit d'êtres humains de même sexe, de même âge, étudiés la même année. Comme dans l'exemple précédent il s'agit d'une *variation continue*.

Il est évident que les 297 élèves figurées dans la neuvième colonne n'avaient pas toutes exactement 115,5 cm ! Lorsque vous passez à la toise, le résultat comporte forcément une marge d'erreur et n'est pas constant. Il variera entre le matin et le soir, selon votre bonne ou mauvaise volonté, votre santé ; selon, aussi, la personne chargée de faire la mesure. Dans ces conditions, il ne serait pas raisonnable de tenir compte des millimètres. Une élève ayant un peu moins de 107 cm mais un peu plus de 106,5 sera considérée comme ayant 107 cm. Dans l'exemple étudié, on a même groupé dans la même colonne les élèves auxquelles on a attribué 107 ou 108 cm (moyenne 107,5). La série continue des valeurs possibles de la taille se trouve ainsi découpée en *classes* dont les intervalles sont choisis de telle sorte que le nombre de *classes* ne soit pas trop grand et que, d'autre part, les *limites des classes* ne risquent pas de coïncider avec l'une des mesures effectuées.

$$\text{Exemple : } \begin{array}{ccc} 106,5 & 108,5 & 110,5 \\ \leftarrow 107,5 \rightarrow & \leftarrow 109,5 \rightarrow & \end{array}$$

Le choix de l'intervalle de classe dépend, évidemment, des êtres étudiés et des conditions de leur mesure. Lorsque la collection d'individus (collectif) est très importante (ex. : biométrie des conscrits), des intervalles de 5 cm peuvent être utilisés.

Le résultat de cette étude est finalement figuré par un tableau qui exprime la *distribution des fréquences* des valeurs mesurées. Le lot d'individus étudiés est appelé *échantillon*.

3 PARAMÈTRES CARACTÉRISTIQUES D'UNE DISTRIBUTION DE FRÉQUENCES

La représentation graphique des fluctuations d'un caractère mesurable et le tableau correspondant des fréquences des classes suffisent souvent à faire apparaître les caractéristiques générales de cette variation. Mais il peut être utile de présenter les résultats sous une forme plus abrégée. On utilise alors quelques grandeurs numériques appelées *paramètres de la distribution*.

● Moyenne arithmétique

Par définition, la moyenne arithmétique correspond au rapport de la somme des mesures au nombre de celles-ci. Lorsque les mesures sont réparties en classes, à chaque valeur x_1, x_2 , etc., correspond une fréquence f_1, f_2 , etc., et l'expression de la moyenne (que l'on peut représenter par $\bar{X}$ ou par m) devient :

$$\bar{X} = \frac{f_1 x_1 + f_2 x_2 + \dots}{f_1 + f_2 + \dots} = \frac{\sum f x}{\sum f}$$

La somme des fréquences correspond évidemment au nombre total des mesures.

La moyenne arithmétique d'une série de mesures est un bon paramètre permettant d'utiles comparaisons puisque toutes les autres mesures sont groupées autour d'elle. Il n'est pas sans intérêt, par exemple, de noter que la taille moyenne des conscrits est passée, durant les années 1790 à 1870, de 155,5 cm à 165,0 cm, que celle des polytechniciens est passée de 167,0 cm à 174,5 cm durant les années 1852 à 1954. La comparaison des tableaux de distribution de fréquence ne serait pas plus instructive.

Remarquons que, dans le calcul de ces moyennes, les nombres $x_1, x_2, \dots$ représentent la valeur médiane de chaque classe (99,5, 101,5 cm, etc., dans notre deuxième exemple : écolières de Saint-Louis) et que le choix de valeur médiane comportant une décimale alourdit beaucoup les calculs. Il eût été préférable, dans cet exemple, de choisir des intervalles de classes couvrant 3 cm, par exemple :

100,5	103,5	106,5
101-102-103	104-105-106	
valeur médiane	valeur médiane	
102	105	

Mais alors il faut prendre garde à ne pas altérer la valeur du mode. Le choix d'un intervalle de classes doit être réfléchi.

● Variance et écart-type

La moyenne arithmétique indique la tendance centrale d'une distribution de fréquence; il est utile aussi, nous l'avons vu, de connaître le mode de groupement des valeurs autour de la moyenne, autrement dit leur *dispersion*. Considérer les valeurs extrêmes du tableau de distribution serait discutable, car leurs fréquences

sont faibles et l'on peut se demander si ces valeurs ne correspondent pas à des anomalies. Chaque mesure pouvant être exprimée par son écart de la moyenne ($x_1 = \bar{X} \pm e$), il semblerait logique d'exprimer la dispersion par la moyenne de tous les écarts. Malheureusement, lorsque le diagramme est doué de symétrie, les écarts positifs et négatifs s'annulent. On tourne la difficulté en prenant les carrés des écarts.

On appelle *variance* la moyenne des carrés des écarts à la moyenne :

$$s^2 = \frac{f_1 (x_1 - \bar{X})^2 + f_2 (x_2 - \bar{X})^2 + \dots}{f_1 + f_2 + \dots} = \frac{\sum f (x - \bar{X})^2}{\sum f}$$

L'écart-type est la racine carrée de la variance; il présente l'avantage, par rapport à celle-ci, de pouvoir s'exprimer dans la même unité que les mesures. Son expression est donc :

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum f (x - \bar{X})^2}{\sum f}}$$

$\bar{X}$ étant généralement un nombre décimal, l'application de cette formule expose à des calculs fastidieux. On a donc cherché une expression plus simple que nous ne démontrerons pas :

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum f (x - A)^2}{\sum f} - (\bar{X} - A)^2}$$

dans laquelle A peut être la valeur médiane de l'une quelconque des classes.

Il est parfois préférable de prendre pour A la valeur 0.

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum fx^2}{\sum f} - \bar{X}^2}$$

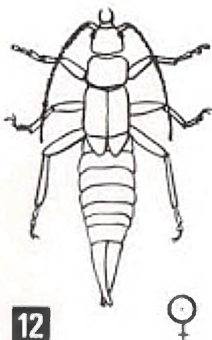
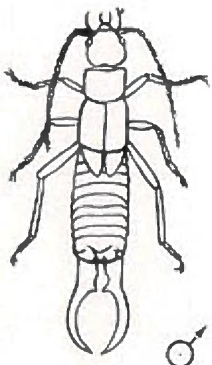
4 FLUCTUATION ET SÉLECTION

Il n'est pas rare que l'étude d'une distribution de fréquence aboutisse à un diagramme bimodal, ou même plurimodal. Nous avons rencontré une distribution bimodale en étudiant les Épinoches (graphe A). Cet exemple était facile à analyser. En voici un autre.

• Analyse d'une distribution de fréquences bimodale

Les Perce-oreilles (*Forficula auricularia* L.) **12** sont de petits insectes inoffensifs très communs en France. Ils se logent dans toutes les cavités qu'ils peuvent trouver, fleurs, fruits creux, pierre, mousse, etc. L'abdomen des mâles est prolongé par une pince coriace (mais incapable de percer une oreille !), plus compliquée et plus longue que celle des femelles. La longueur de cette pince varie, chez les mâles, de 2 à 9 mm. C'est un caractère fluctuant **13**.

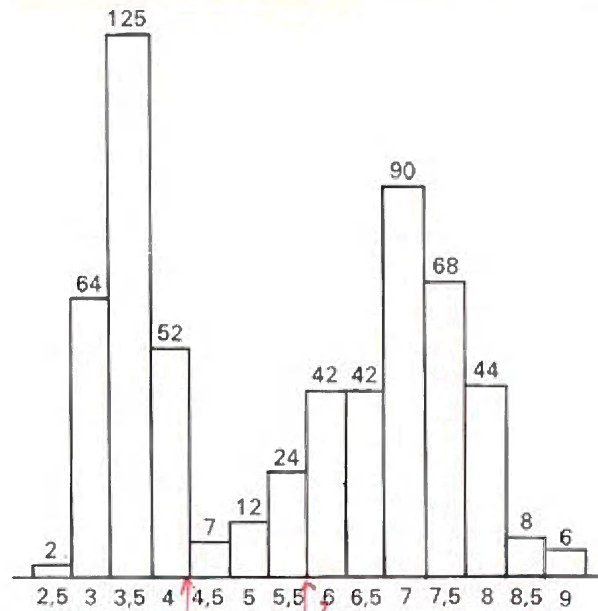
Les deux modes sont nettement distincts et les deux distributions des fréquences qui leur correspondent ne semblent pas se recouvrir ou se recouvrent fort peu, les classes intermédiaires (4,5 — 5 — 5,5) ayant des fréquences faibles. (Comparer avec le graphe A page 242.) Admettons qu'il y ait simple juxtaposition et calculons les moyennes arithmétiques et les écarts-types de ces deux distributions.



12

mm	
X	f
2,5	2
3	64
3,5	125
4	52
4,5	7
5	12
5,5	24
6	42
6,5	42
7	90
7,5	68
8	44
8,5	8
9	6

13



Longueur en mm des individus mâles.

- Distribution de mode 3,5

x	f	fx	$(x - \bar{X})^2$	$f(x - \bar{X})^2$
2,5	2	5	$(2,5 - 3,5)^2 = 1$	2
3	64	192	$(3 - 3,5)^2 = 0,25$	16
3,5	125	437,5	$(3,5 - 3,5)^2 = 0$	0
4	52	208	$(4 - 3,5)^2 = 0,25$	13
4,5	7	31,5	$(4,5 - 3,5)^2 = 1$	7
$\Sigma f = 250$		$\Sigma fx = 874$	$38 = \Sigma f(x - \bar{X})^2$	

$$\bar{X} = \frac{\Sigma fx}{\Sigma f} = \frac{874}{250} = 3,49$$

ou $\bar{X} \simeq 3,5$ mm

$$\sigma = \sqrt{\frac{\Sigma f(x - \bar{X})^2}{\Sigma f}} = \sqrt{\frac{38}{250}} = 0,4$$

$\sigma = 0,4$ mm

En résumé : *moyenne arithmétique* coïncidant avec le mode ; *écart-type* voisin de 0,5 mm.

- Distribution de mode 7

x	f	fx	$(x - \bar{X})^2$	$f(x - \bar{X})^2$
5	12	60	$(5 - 7)^2 = 4$	48
5,5	24	132	$(5,5 - 7)^2 = 2,25$	54
6	42	252	$(6 - 7)^2 = 1$	42
6,5	42	273	$(6,5 - 7)^2 = 0,25$	10,5
.....				
8,5	8	67	$(8,5 - 7)^2 = 2,25$	18
9	6	54	$(9 - 7)^2 = 4$	24
$\Sigma f = 336$		$\Sigma fx = 2330$	$257,5 = \Sigma f(x - \bar{X})^2$	

$$\bar{X} = \frac{2330}{336} = 6,91$$

ou $\bar{X} \simeq 7$ mm

$$\sigma = \sqrt{\frac{257,5}{336}} = \sqrt{0,76}$$

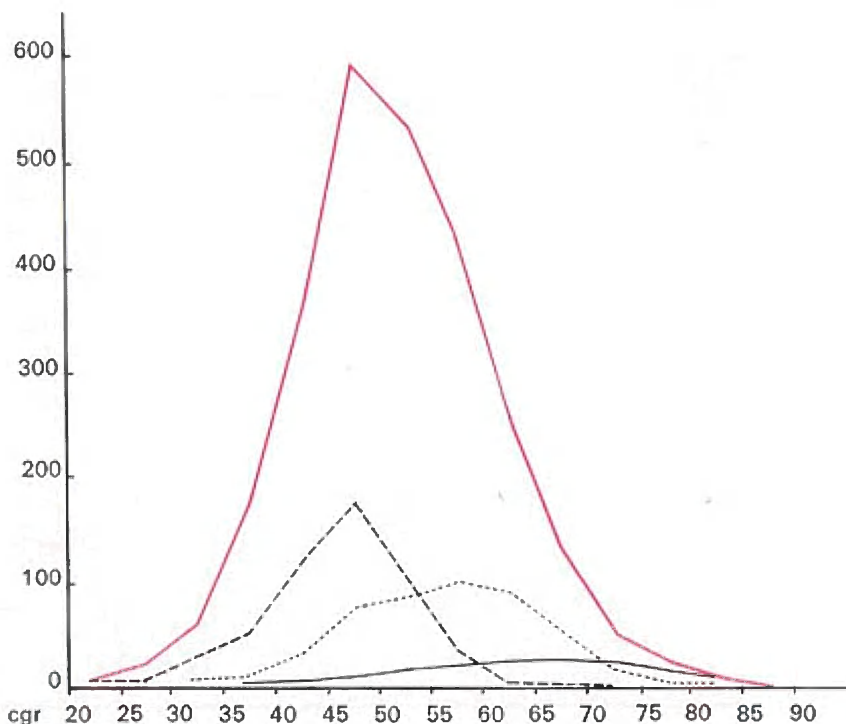
$\sigma \simeq 0,87$ mm

En résumé : *moyenne arithmétique* coïncidant avec le mode ; *écart-type* voisin de 0,9 mm.

14

Poids en cg	Nombre de grains
20 à 25	4
26 à 30	27
31 à 35	65
36 à 40	179
41 à 45	364
46 à 50	587
51 à 55	533
56 à 60	418
61 à 65	260
66 à 70	132
71 à 75	52
76 à 80	34
81 à 85	19
86 à 90	2

15



La faible dispersion de chacune de ces distributions autour d'un mode situé en position médiane laisse supposer qu'il existe en réalité deux types distincts de *Forficula auricularia*. L'examen de l'histogramme était d'ailleurs déjà très suggestif sur ce point.

Des expériences de sélection confirment l'étude biométrique. En choisissant des individus dont les pinces ont une longueur supérieure à 8 mm et en étudiant leurs descendants, on obtient un ensemble d'individus donnant un histogramme à mode unique de valeur 7. De même, le choix de reproducteurs à pinces petites, inférieures à 4 mm, donne un ensemble unimodal de mode 3,5. Chacun de ces modes se transmet de génération en génération; il correspond à une différence héréditaire précise, les petites variations de largeur autour du mode devant être attribuées à l'influence du milieu (action de la nourriture, de la température, etc.) sur le développement de la pince. On dit que les populations de Forficules comprennent en réalité un mélange de deux sous-espèces. Leur étude biométrique a permis de déceler facilement l'hétérogénéité de ces populations. Il n'en est pas toujours ainsi.

● Analyse d'une distribution de fréquences unimodale

Il n'est pas nécessaire de calculer la moyenne et l'écart-type de la distribution de fréquences relative aux écolières de Saint-Louis. Les données de la figure 11 (page 244) montrent l'importance de la dispersion de part et d'autre du mode unique 119,5. Si l'on ne tient compte que des classes plus nombreuses (les plus significatives) allant de 109,5 à 127,5, les différences par rapport au mode sont de — 10 cm et + 8 cm. Une telle dispersion suggère une hétérogénéité d'origine des élèves, facilement explicable aux États-Unis, bien qu'il ne puisse s'agir ici de différences raciales, ces écolières étant probablement toutes de race blanche. Mais le brassage des populations n'est pas spécial à l'Amérique. Il existe en Europe. L'étude des conscrits français mène à des écarts-types de 6 à 10 cm. Comme on ne peut évidemment agir avec l'être humain comme avec les Forficules ou

tout autre être vivant, nous allons décrire une analyse pratiquée par le savant danois Johannsen, en 1913, sur des Haricots. Partant d'un lot de graines de la variété Princesse achetées dans le commerce, Johannsen pèse chaque graine au centigramme près. Il répartit les résultats en classes et les exprime par un polygone de fréquence **14** et **15**.

Dans ce lot, la dispersion est large. Johannsen prend les deux graines les plus lourdes, il les cultive, laisse les fleurs se polliniser elles-mêmes (autofécondation) et récolte les graines. Il prend, au hasard, 145 de ces graines (échantillon) et les pèse **16**.

On aurait pu croire que toutes les graines obtenues seraient lourdes. Il n'en est rien; mais le mode est plus élevé (66 à 70 cg) et la dispersion est moins grande. Reprenant de nouveau les graines les plus lourdes, Johannsen répète l'exercice et obtient le même type de courbe. Il a donc sélectionné une variété particulière au sein de laquelle la sélection n'est plus possible. Les plantes de cette variété constituent une *lignée pure*. Dans une lignée pure, la fluctuation autour du mode est due à l'action du milieu (rameau plus ou moins bien exposé, sol plus ou moins riche); seul le mode et la dispersion sont héréditaires. Par de minutieux travaux poursuivis durant 7 années, Johannsen réussit à isoler de son lot original 8 lignées pures. La figure **15** n'en représente que trois; vous y reconnaîtrez le polygone de fréquence de celle que nous avons étudiée **16**.

Il est donc possible, à partir d'une population, de sélectionner un certain nombre de lignées pures et par conséquent d'améliorer cette population en ne conservant que les meilleures lignées. Mais la sélection, au sein d'une lignée pure, est inefficace. En semant des graines de 80 à 90 cg, on aura, une année, pour rendement moyen : 70,88 cg; une autre année, 63,64 cg seulement. Cette variation du rendement d'une année à l'autre est due aux variations des conditions météorologiques. De toute façon, la moyenne sera toujours inférieure à ce que l'utilisation des plus grosses graines pouvait laisser espérer.

Poids en cg	Nombre de graines
36 à 40	2
41 à 45	5
46 à 50	9
51 à 55	14
56 à 60	21
61 à 65	22
66 à 70	24
71 à 75	23
76 à 80	17
81 à 85	6
86 à 90	2

16

MODALITÉS ET CONSÉQUENCES DE LA SÉLECTION

1 LIGNÉES PURES ET POPULATIONS

Les lignées pures sont rares à l'état naturel; seul leur isolement physiologique (autofécondation, stérilité par rapport aux autres variétés...) ou physique (isolement géographique...) peut permettre leur maintien à l'état sauvage. Tous les individus d'une population naturelle diffèrent les uns des autres. Cela est bien visible dans l'espèce humaine où les sosies sont rares mais cela est vrai aussi des populations animales ou végétales : le berger reconnaît chacun de ses moutons. Ces différences ne proviennent pas seulement des influences du milieu et des événements sur l'individu : le rôle des somations est limité. Elles traduisent de multiples différences dans les patrimoines héréditaires. *Les populations sont toujours hautement hétérogènes.*

Il en est de même, bien qu'à un degré moindre, pour les lignées pures. Les individus qui les composent, identiques pour certains caractères choisis par le sélectionneur, présentent toujours quelques différences pour les autres caractères.

2 BUTS ET MÉTHODES DE LA SÉLECTION

● Sélection conservatrice et sélection créatrice

En sélectionnant plusieurs lignées pures de Haricot, Johannsen ne faisait apparaître aucune variété nouvelle. On appelle *sélection conservatrice* celle qui permet d'obtenir, de génération en génération, par le choix judicieux des reproducteurs et l'élimination des types non conformes, le maintien d'un certain type de plantes ou d'animaux.

Au contraire, par la multiplication des mutants et par l'hybridation (vous ne comprendrez vraiment le rôle de l'hybridation que lorsque vous aurez étudié le chapitre sur l'hérédité), l'éleveur et le cultivateur cherchent à créer des variétés nouvelles. Ils font alors de la *sélection créatrice*.

● Sélection massale et sélection généalogique

Quel que soit leur but, les sélectionneurs peuvent utiliser deux méthodes différentes. La plus simple, la moins onéreuse et la plus anciennement pratiquée, est la *sélection en masse* (ou sélection massale) qui consiste à choisir chaque année parmi la production animale ou végétale d'une ferme les individus présentant les caractères que l'on veut perpétuer. Ils serviront à la reproduction.

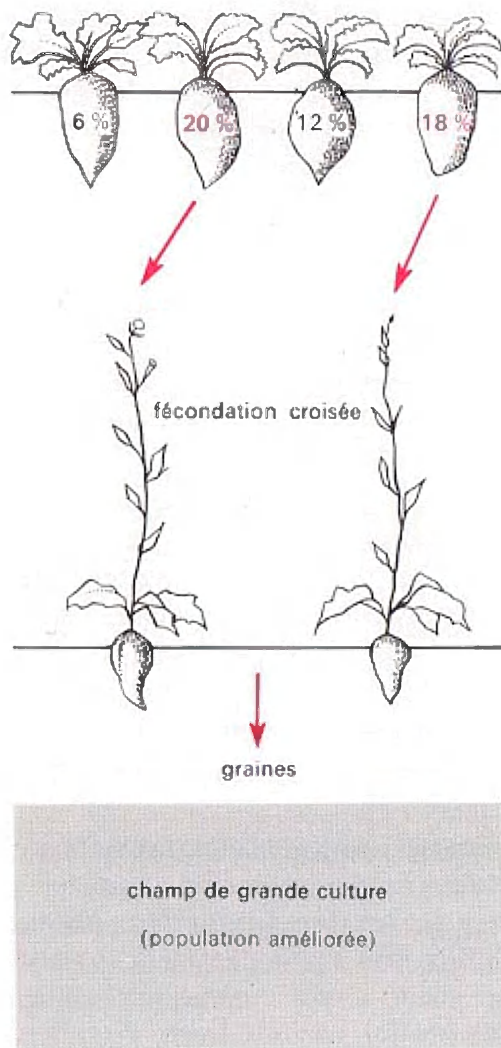
La *sélection généalogique* (ou sélection-pedigree), plus moderne et plus efficace, isole, à partir d'une population hétérogène, un certain nombre de lignées pures qu'elle se propose de comparer entre elles, d'hybrider au besoin, pour ne conserver finalement que les types les plus intéressants pour une région donnée. Exigeant des méthodes scientifiques minutieuses, des laboratoires et de vastes champs d'expérience, elle ne peut être pratiquée que par des spécialistes.

Exemple : la sélection des Betteraves

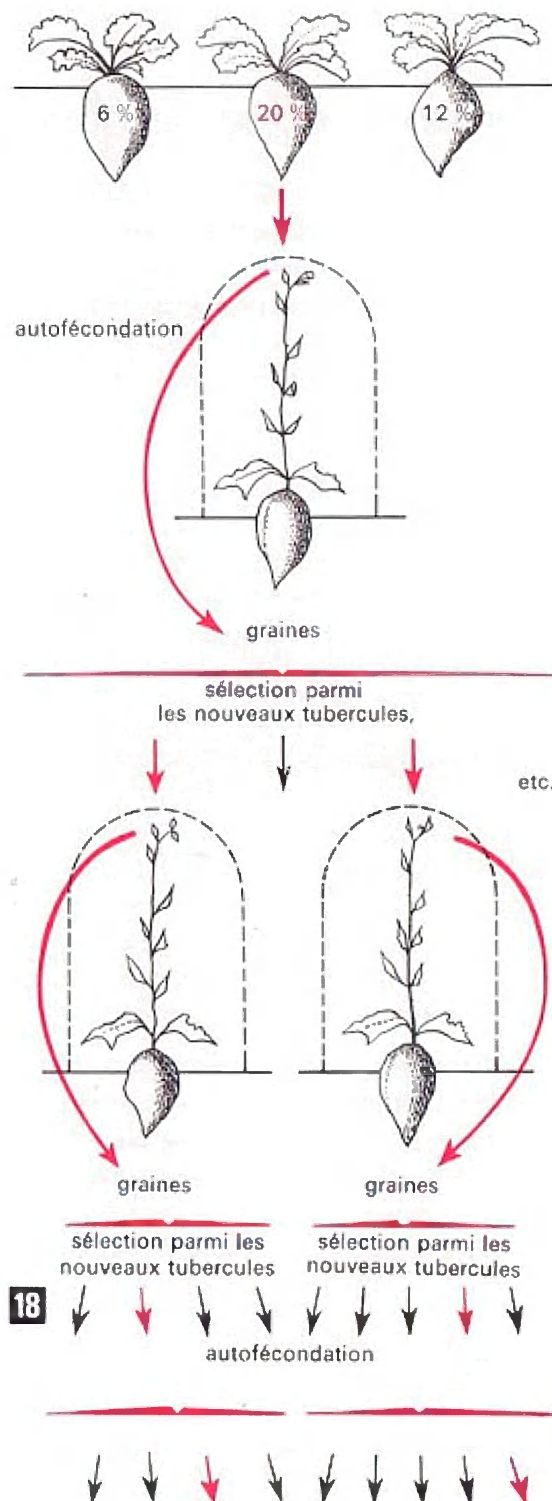
La Betterave est une plante bisannuelle; les étamines de la fleur mûrissent avant le pistil; la fécondation est réalisée d'une plante à l'autre par le vent et les insectes; mais elle est possible aussi entre fleurs d'un même pied, tous les boutons n'étant pas au même stade de développement à un moment donné. La graine germe en donnant une plante à tige courte et rosette de feuilles, portée par une grosse racine accumulant des réserves. Celles-ci serviront, l'année suivante, au développement de la tige feuillée terminée par les fleurs. Après fructification, la plante meurt. La teneur en saccharose de la racine est un caractère fluctuant (6 à 20%).

Sélection massale 17 .

Au moment de la récolte des racines, à la fin de la 1^{re} année, on en choisit quelques-unes particulièrement riches en sucre (dosage sur un fragment). Elles sont replantées l'année suivante sur une petite parcelle au voisinage les unes des autres. La fécondation, croisée ou non, assure la formation de graines qui servent à produire une nouvelle récolte. Cette pratique améliore le rendement mais les plantes obtenues peuvent être très différentes les unes des autres; la population quoique améliorée reste hétérogène et les résultats ne sont pas stables.



17



18

Sélection généalogique **18**

Elle part également des racines les plus riches en saccharose. L'autofécondation est assurée par culture de chaque porte-graines sous une cloche de gaze. Les descendants sont cultivés de la même façon. Chaque plante conservée est l'objet d'une fiche indiquant sa généalogie et ses caractères. Toutes les générations se succédant par autofécondation, on aboutit à de nombreuses lignées pures dont on garde les meilleures. Outre la teneur élevée en saccharose, une bonne betterave doit fournir des graines à valeur germinative élevée, les racines doivent être lourdes, faciles à arracher, etc. Une même lignée ne présentant pas, le plus souvent, tous les caractères favorables, des croisements sont nécessaires entre plusieurs lignées pures (voir page 270).

3 DIVERSITÉ DES RACES DOMESTIQUES

Pratiquée depuis la plus haute antiquité sous forme de sélection massale, la sélection est devenue, depuis la connaissance des lois de l'hérédité, une activité scientifique exigeant de solides connaissances de biologie. Partant des espèces sauvages, l'Homme a modifié profondément et modifie de plus en plus le monde vivant à son profit. De nombreuses espèces ont été transformées en variétés et races domestiques hautement diversifiées. Étudions deux exemples :

● Les roses

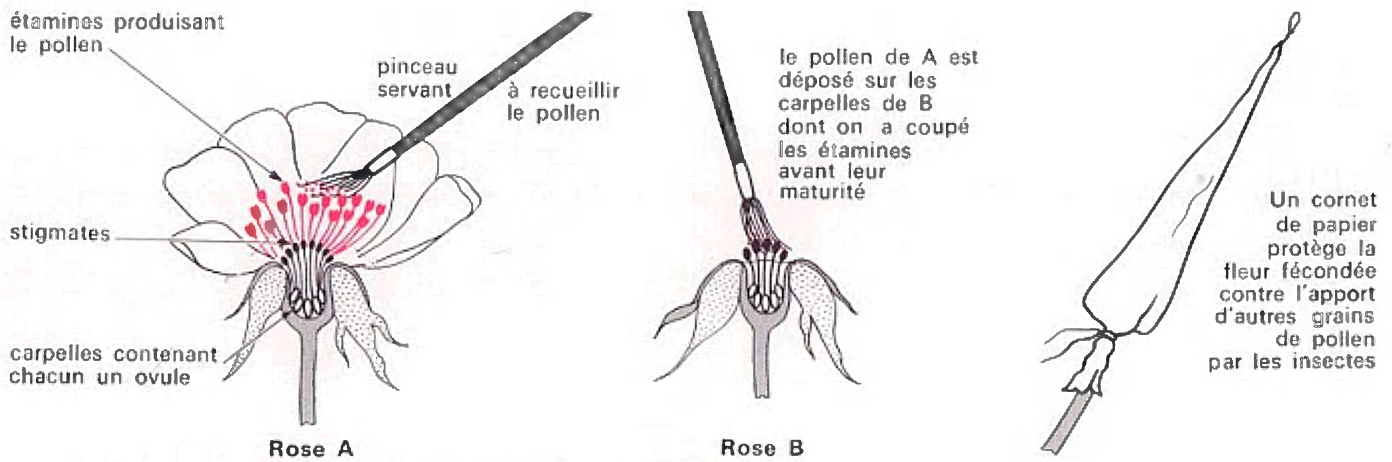
D'origine orientale, les roses cultivées ont été obtenues par sélection à partir d'une dizaine d'espèces d'églantiers sauvages, plantes qui s'hybrident facilement entre elles. C'est en Orient que furent cultivées les premières roses. On les trouve dans les jardins des régions méditerranéennes dès l'Antiquité; seulement au Moyen Age dans notre pays.

La Rose de Provins (*Rosa gallica* L.) introduite la première en France, par les Croisés, est une Rose simple comme l'Églantine sauvage. Le nombre de variétés connues (400 il y a un siècle) dépasserait aujourd'hui 20 000 ! La longévité d'un rosier pouvant dépasser trois siècles, les roseraies peuvent être de véritables musées de la Rose (3600 variétés à l'Hay-les-Roses). Des concours internationaux (comme celui qui se tient chaque année dans la Roseraie de Bagatelle près de Paris) assurent aux variétés consacrées une diffusion mondiale. La création d'une Rose est à la fois une œuvre d'art et une invention protégée par un brevet (ex. : Grand Trianon, brevet 1 446 834, marque déposée n° 8443).

Efforcez-vous dans les roseraies, chez le fleuriste ou... en consultant un catalogue de rosiériste, de distinguer les caractères particuliers de chaque variété : caractères végétatifs (formes grimpantes ou arbustives, longueur des rameaux florifères, forme et couleur des feuilles, capacité, ou non, d'une floraison prolongée pendant toute la belle saison, etc.) et caractères de la fleur (fleur *simple* comme l'églantine, ou *pleine* à nombreux pétales, teinte et forme des pétales, parfum, forme du calice, forme du « bouton »...).

Chaque variété de rose est un hybride, multiplié uniquement par voie végétative (greffage d'un bourgeon sur un porte-greffe, généralement un églantier, lui-même multiplié par boutures). Semées, les graines de cet hybride donneraient des rosiers très différents les uns des autres et de la plante-mère (page 262).

La création d'une nouvelle rose nécessite le choix des deux variétés que l'on va croiser dans l'espoir de réunir, dans une même plante, certaines des qualités dispersées chez ces deux parents : forme, parfum, couleur, végétation. La fécondation artificielle **19** aboutit à des graines de patrimoines héréditaires variés que l'on sème en terrains et sous des climats divers; on étudie ainsi leur développement, leurs qualités esthétiques et physiologiques. Seuls, les individus approchant plus ou moins du but recherché sont conservés; ils serviront à de nouvelles hybridations dont les produits seront soumis à une nouvelle sélection. La création d'une nouvelle rose peut exiger dix ans de travail minutieux. Parmi des milliers de jeunes plantes, une seule finalement sera élue et multipliée à l'infini par greffe. On ne peut parler de lignée pure chez les roses ni de sous-espèces. Tous les individus d'une variété dérivent, par fragmentation, d'un individu initial : ils constituent un *clone*.



Fécondation artificielle de la Rose B par le pollen de la Rose A.

19

● Les poules et les coqs (*Gallus domesticus* L.)

Ils proviennent de formes sauvages d'Extrême-Orient (Inde, Java, Malaisie). Les Romains en élevaient une demi-douzaine de races. Il en existe une centaine aujourd'hui, différentes par la taille, la couleur, la forme de la crête, la présence ou l'absence d'une huppe sur la tête, le nombre des doigts, la couleur des tarses, etc. En réalité, ces différences, précieuses pour distinguer les races, sont secondaires pour l'éleveur. Les aptitudes physiologiques priment. L'éleveur ne s'intéressera qu'à une ou deux races, bien adaptées au climat local et de destinations bien délimitées. On vendra soit des œufs, soit du « poulet ». L'utilisation des couveuses artificielles relèguera au second rang la qualité de « bonne couveuse »; certaines races cependant seront utilisées pour l'élevage des jeunes faisans; d'autres pour leur caractère belliqueux (coqs de combat).

De vol lourd, polygames (un coq pour plusieurs poules), ces oiseaux sont faciles à maintenir en « lignée pure ». Les croisements entre lignées pures, l'utilisation dans certains croisements de formes mutantes apparues dans les élevages, une sélection judicieuse parmi les formes issues de ces croisements, expliquent l'existence des races actuelles.

CONCLUSIONS

S'il existe des espèces bien délimitées, d'autres font preuve à l'état naturel d'une variabilité dont la cause (somatic, mutation ou hybridation) n'est pas toujours facile à déceler pour le systématicien. S'agit-il de petites variations sur un même thème (l'espèce), qui seul serait permanent? Ou faut-il voir dans ces variations peu à peu accumulées au cours des âges une possibilité de multiplication du nombre des espèces? Constatant l'extrême différenciation des espèces domestiques par rapport aux espèces sauvages, DARWIN admit la possibilité de transformations définitives des espèces par la *sélection naturelle*. On oppose souvent à cette opinion le fait que les espèces modifiées par l'Homme ne le seraient que provisoirement; chaque variété retrouverait son type primitif après son retour à l'état sauvage. Est-ce certain? Sélectionnées et entretenues dans des conditions très différentes de cet état sauvage, beaucoup de variétés domestiques, c'est exact, ne peuvent survivre lorsque les soins de l'Homme viennent à leur manquer. Celles qui survivent ont-elles fait retour en arrière? Si cela était, nous pourrions facilement connaître l'origine, fort obscure en réalité, de la plupart de nos espèces domestiques. Il ne manque pas de chats, de chiens, de chevaux redevenus sauvages. Ils ne nous ont pas renseignés sur leur généalogie.

Exercices d'application

mois de Mai

femelles						2	2	5	12	13	12	12	15	11	5	5	6	1	1		1	1
mâles	3	8	15	13	13	9	12	10	7	4	4	2	1									
mm	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63

mois d'Août

nombre	1	1	5	14	17	27	50	48	55	59	45	22	12	9	4	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	1	1	2	1	2	0	3	2	1	3	1	2	0	2	0	0	0
mm	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62

(D'après L. Bertin)

Exercice n° 1

Poursuivant l'étude des Épinoches commencée en février (les poissons étudiés avaient été remis à l'eau), on prélève un nouvel échantillon de la population au mois de *mai*, puis on renouvelle l'opération au mois d'*août*. Construisez les histogrammes correspondant aux deux tableaux ci-dessus, puis comparez-les entre eux et avec celui de l'échantillon étudié en février (page 242).

Quelles remarques pouvez-vous faire en ce qui concerne l'évolution de cette population, sa composition, la durée de vie des Épinoches dans les conditions étudiées?

Exercice n° 2

Faites un relevé des tailles de vos camarades de classe et, si possible, des classes parallèles de votre établissement. Sériez ces mesures par ordre croissant et groupez-les par valeur : intervalles de 1 cm d'abord, puis de 2 cm, puis de 3 cm ; tracez les 3 histogrammes correspondants et choisissez celui qui vous paraîtra le plus satisfaisant. Calculez ensuite la moyenne et l'écart-type. Comparez cette moyenne à celle donnée pour les conscrits, page 245.

Si possible, faites le même travail pour les élèves de 6^e, pour ceux (ou celles) de 4^e, de 2^e.

Si votre établissement est mixte, faites 2 séries parallèles d'histogrammes.

Exercice n° 3

Le Chrysanthème des moissons (*Chrysanthemum segetum* L.) est une petite Marguerite jaune à nombreuses « fleurs » qui sont en réalité des inflorescences ou capitules.

Chaque capitule comprend un cœur, (constitué de petites fleurs tubuleuses ou fleurons, entouré d'une collerette de fleurs en languettes ou ligules. Le nombre des ligules est un caractère fluctuant **20** .

Récoltez le capitule terminal de chaque plante. Il faut en collectionner au moins une centaine en faisant sécher chaque capitule bien à plat entre plusieurs épaisseurs de papier journal. (Il pourra ensuite être collé sur un carton ; un trait repère facilitera le décompte des ligules.)

Comptez les ligules de chaque capitule (cet exercice sera partagé entre plusieurs groupes d'élèves). Établissez ensuite la distribution de fréquence et l'histogramme correspondant. Interprétez les résultats.

Exercice n° 4

Même exercice que le n° 3 mais avec la Marguerite sauvage (*Chrysanthemum leucanthemum* L.) et le Bleuet (*Centaurea Cyanus* L.).

Exercice n° 5

L'étude des capitules terminaux de 97 plantes de Chrysanthèmes des moissons (voir exercice n° 3) a permis d'établir le tableau suivant :

nombre de ligules	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
nombre de capitules	0	1	14	13	4	6	9	7	10	12	20	1

Établissez et commentez l'histogramme correspondant.

Les semences utilisées pour cette étude avaient été achetées en 1892 par le botaniste

en	nombre de ligules	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
1896	fréquence	1	1	5	5	4	6	3	6	20	4

en	nombre de ligules	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34
1897	nombre de capitules	2	1	2	1	0	12	10	169	102	45	30	19	12	3	1	2	1	1	0	0	1

hollandais Hugo de Vries¹ qui consacra plusieurs années à en étudier les descendants et obtint finalement une variété à capitules totalement ligulés (les fleurs en tube du cœur ayant été remplacées par des ligules). Les graines d'origine étaient probablement issues d'hybrides. S'étant mis dans les conditions nécessaires pour éviter d'autres hybridations, de Vries obtint en deux années (par autofécondation de capitules à 13 ligules) une lignée pure de type 13 qui fut par la suite très stable. Le type 21 devait donner une descendance plus complexe :

- en 1896, les descendants d'un capitule à 21 ligules (autofécondé) se répartissaient comme l'indique le tableau ci-dessus ;
- le même tableau montre la répartition, en 1897, des descendants des cinq plantes les plus robustes de type 21 pollinisées par échange de pollen (pollinisation croisée) ;
- en 1898, les descendants du type extrême à 34 ligules (autofécondé) fournissent une distribution plurimodale (modes 26 et 34) terminée par deux plantes de type 46 et une plante de type 48 ;
- en 1899, la plante à 48 ligules (autofécondée) donne une distribution encore plus étalée et complexe (modes 26, 34 et 46) avec, en position extrême : une plante à 66 ligules dont certains capitules latéraux ont un aspect « anormal » (ligules dispersées parmi les fleurs en tube) et une plante à 67 ligules ;
- en 1900, parmi les descendants de la plante à 66 ligules (autofécondée) apparaissent des capitules formés seulement de ligules (jusqu'à 279 ligules). Cette nouvelle variété *Chrysanthemum segetum plenum* se transmet régulièrement de génération en génération.

1. Hugo de Vries fut le premier à montrer le rôle des mutations dans la variation.

Questions

a. Quel est le type (ou quels sont les types) de sélection utilisé par de Vries ? A-t-il toujours eu le même but au cours de ces expériences ? A-t-il pratiqué uniquement la sélection ?

b. Comment pouvez-vous expliquer la contradiction apparente entre les résultats de Johannsen, lorsqu'il sème les types extrêmes, et ceux de Vries en 1898 ?

c. Comment pouvez-vous expliquer l'accroissement de la dispersion en 1897, 98 et 99 ?

Cette question est difficile (même pour un spécialiste) et vous ne pourrez trouver une réponse qu'après étude des chapitres sur l'hérédité (récessivité, page 259 - polyhybridisme, page 269). On peut aussi invoquer la vigueur particulière aux hybrides... et des facteurs encore inconnus.

d. Quelles hypothèses pouvez-vous faire pour expliquer l'apparition de *Chrysanthemum segetum plenum* ?

Exercice n° 6 (voir page 246, figure 12)

Récoltez en été et en automne et conservez dans l'alcool (50 % d'alcool à brûler + 50 % d'eau ordinaire) les Perce-oreilles mâles que vous pourrez trouver. Lorsque vous en aurez quelques douzaines (vérifiez que chaque individu est adulte, c'est-à-dire porte sous ses petites élytres une paire d'ailes bien développées), examinez les pinces à la loupe et rangez-les par ordre de tailles croissantes. Comparez les formes. Mesurez la longueur de chaque pince (papier millimétré ou, si possible, pied à coulisse). Établissez un tableau de distribution des fréquences et l'histogramme correspondant. Caractères de cet histogramme ? Conclusions ?



fleur en tube
(fleuron)



fleur ligulée

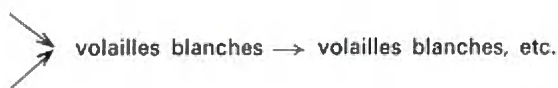
19. Monohybridisme



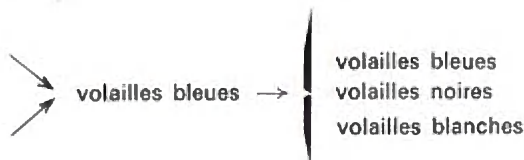
volailles noires



volailles blanches



volailles bleues



Vous devez faire les exercices suivants sans consulter la documentation. Votre ignorance de la question ne vous gênera pas si vous vous donnez la peine de réfléchir.

Exercice n° 1 1

Dans la race de Poule dite andalouse, certaines volailles sont blanches, d'autres noires, d'autres bleues.

- Les volailles noires appariées entre elles donnent toujours des volailles noires.
- Les volailles blanches appariées entre elles donnent toujours des volailles blanches.
- Les volailles bleues appariées entre elles donnent généralement un mélange de volailles blanches, noires et bleues.
- Le croisement volaille blanche x volaille noire donne uniquement des volailles bleues.

On dit que les volailles andalouses blanches sont de lignée pure (ou de race pure). Il en est de même des noires. Les volailles bleues sont des hybrides.

a. D'après les expériences précédentes comment peut-on caractériser une lignée pure? un hybride?

b. En admettant que les volailles blanches (ou noires) transmettent, par chacun de leurs gamètes, un facteur héréditaire B (ou N) responsable de la réalisation du caractère de leur plumage : dites quels sont, à votre avis, les facteurs nécessaires à la réalisation de la coloration des hybrides. (L'examen microscopique des plumes des volailles bleues montre qu'elles sont en réalité colorées par une mosaïque fine de noir et de blanc.)

c. La descendance des hybrides peut-elle contenir des individus « purs »?

Exercice n° 2

Un éleveur dont le poulailler contient uniquement des volailles bleues a obtenu, de couvées distinctes de 12 œufs chacune, les résultats suivants :

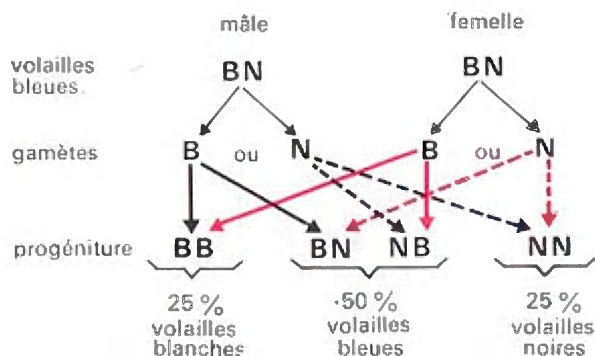
couvée	poulets bleus	poulets noirs	poulets blancs	couvée	poulets bleus	poulets noirs	poulets blancs
N° 1	5	4	3	N° 11	8	3	1
N° 2	8	1	3	N° 12	6	2	4
N° 3	3	4	5	N° 13	3	2	7
N° 4	10	2	0	N° 14	9	2	1
N° 5	8	2	2	N° 15	4	3	5
N° 6	7	4	1	N° 16	7	4	1
N° 7	9	0	3	N° 17	6	3	3
N° 8	6	4	2	N° 18	7	2	3
N° 9	4	5	3	N° 19	7	4	1
N° 10	7	3	1	N° 20	7	3	2
Total	67	29	23		64	28	28

D'autre part, plusieurs statistiques portant chacune sur des milliers d'œufs donnent pour les trois types la répartition approximative de : 50 % poulets bleus + 25 % p. noirs + 25 % p. blancs (par ex. : 49,2 % bleus + 24,7 % noirs + 26,1 % blancs) et l'approximation la meilleure est donnée par la série comprenant le plus grand nombre d'œufs.

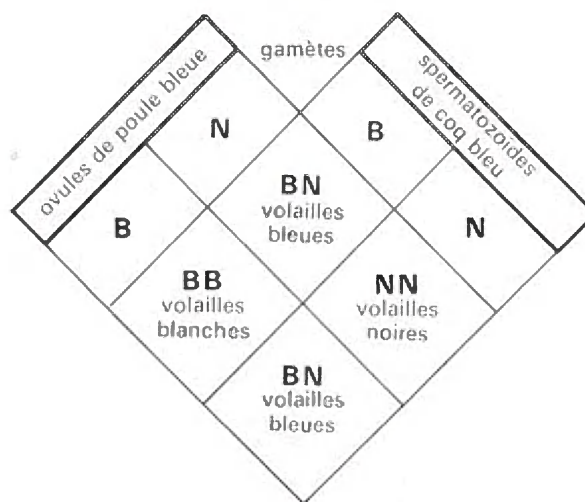
Comparez le résultat global de l'éleveur à ceux de la statistique (ressemblances et différences). Comparez ensuite les différentes couvées de l'éleveur entre elles. Quelles sont à votre avis les expériences donnant les résultats les plus valables (parce que les plus constants) : celles portant sur une seule couvée ? celles portant sur 10 couvées ? celles portant sur des milliers d'œufs ?

Exercice n° 3

En donnant aux adultes les formules respectives BB, NN ou BN selon qu'ils sont blancs, noirs ou bleus, les spécialistes de l'hérédité (ou généticiens) réussissent à expliquer les résultats statistiques de l'appariement poule bleue x coq bleu. Cette explication est généralement résumée sous forme de tableaux que vous devez vous habituer à lire. En voici deux exemples (ils ont exactement la même signification). 2



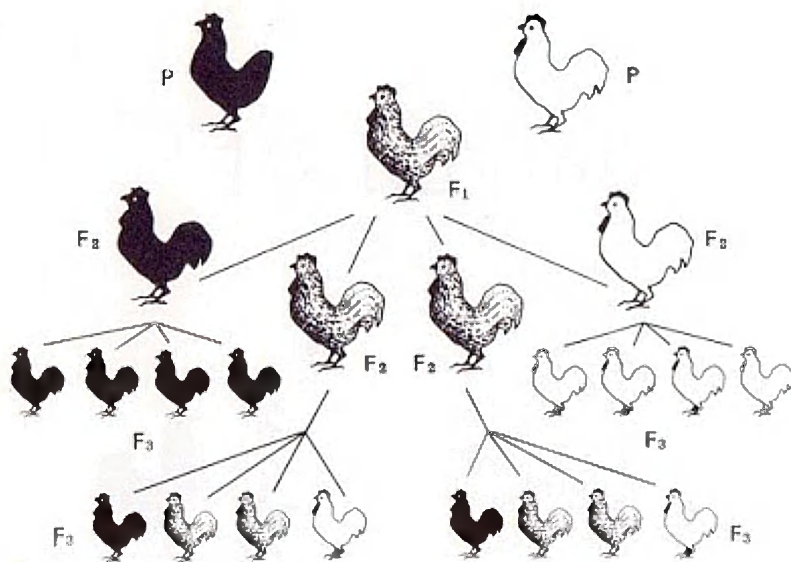
2



a. Traduisez en phrases les différents événements exprimés par ces tableaux. Pouvez-vous faire une distinction entre ceux qui correspondent à des faits réellement observés et ceux qui correspondent à des hypothèses explicatives ?

Les hypothèses nécessaires à l'interprétation des résultats statistiques portent sur : l'existence et la nature de facteurs héréditaires contenus dans chaque gamète (B ou N) ; la répartition statistique de ces facteurs dans la semence des reproducteurs. (Chaque volaille bleue produirait 50 % de gamètes contenant B et 50 % de gamètes contenant N.)

b. D'après ce que vous savez de la formation des gamètes, voyez-vous quel processus peut être invoqué pour expliquer la répartition des facteurs héréditaires ? Si oui, décrivez ce processus.



3

Exercice n° 4

Les généticiens ont raisonné en admettant que :

- la juxtaposition de facteurs B et N dans les cellules des hybrides ne produit aucune modification de ces facteurs ;

- chaque gamète ne reçoit que l'un de ces deux facteurs (B ou N) ; c'est ce qu'on appelle la loi de pureté des gamètes.

a. Trouvez dans la figure 3 (qui résume les faits précédemment décrits) des arguments justifiant ces deux hypothèses. (Nota : F1, F2, F3 désignent les générations successives issues des parents P, chaque génération étant souvent appelée Fratrie.)

b. D'après les hypothèses précédentes, le croisement volaille bleue x volaille noire doit donner, statistiquement, 50 % de volailles bleues et 50 % de volailles noires ; ce sont en effet les résultats fournis par les grands élevages, ce qui vérifie les hypothèses.

Établissez le tableau qui permet de prévoir les résultats du croisement coq bleu x poule noire. (Les résultats seraient identiques si l'on envisageait le croisement coq noir x poule bleue.)

Des notions nettes sur le problème de l'hérédité se sont dégagées le jour où, avec des expériences d'hybridation sur un matériel choisi, on a appliqué des méthodes statistiques à l'étude de la transmission d'un seul ou d'un petit nombre de caractères. Telle fut l'œuvre de Johann MENDEL (1822-1884), supérieur du couvent de Brunn (Brno) qui, en 1865, publia les résultats d'expériences patiemment et minutieusement poursuivies pendant sept ans sur le Pois.

Dans toutes ses expériences, Mendel a délibérément évité d'utiliser les caractères fluctuants (voir page 242) dont la transmission est moins facile à analyser que celle de caractères bien tranchés.

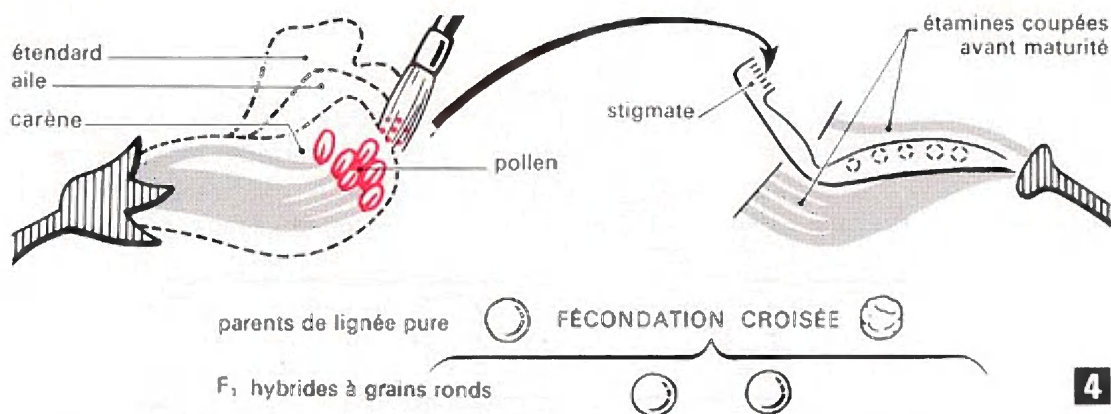
En 1863, deux ans avant la publication de Mendel, le botaniste français Charles NAUDIN, au Muséum d'Histoire Naturelle, avait reconnu chez les hybrides l'association des caractères des deux parents et formulé l'hypothèse que ces caractères se disjoignent pour se transmettre séparément à leurs descendants.

Les travaux de Mendel et Naudin¹ passèrent inaperçus à l'époque. Leur intérêt n'apparut que vers 1900, avec les nouvelles recherches de différents auteurs travaillant sur des espèces variées.

Mendel a étudié successivement le résultat du croisement entre Pois différant par un caractère (*monohybridisme*), par deux caractères (*diybridisme*), etc., et finalement par sept caractères (*polyhybridisme*).

No us étudierons seulement dans ce chapitre le monohybridisme.

1. Naudin, conformément aux idées régnantes, opérait par hybridation d'espèces différentes, ce qui rendait l'analyse des résultats plus délicate. Le génie de Mendel fut, contre les idées de son temps, de s'adresser à des individus ne se distinguant que par un ou un petit nombre de caractères.



1 PREMIER TYPE DE MONOHYBRIDISME : notion de dominance

Nous décrirons une expérience réalisée par Mendel. Mendel choisit deux races de Pois différant par un seul caractère, par exemple une race à graines lisses et une race à graines ridées.

Après gonflement, les deux grains se ressemblent. Le grain lisse contient 35 % d'amidon, le grain ridé 20 %. Le pois ridé perd beaucoup plus d'eau à maturation que le pois rond.

● Conduite de l'expérience

Mendel s'assure, par des cultures répétées, de la stabilité des deux races. Le Pois est une plante autogame, c'est-à-dire à fécondation directe, car étamines et pistil restent enveloppés par les pétales soudés de la carène. Mendel sème à une certaine distance l'une de l'autre les deux types de graines et laisse ensuite chaque fleur se féconder elle-même. Dans chaque lot, il élimine, au moment de la récolte, toutes les graines qui ne possèdent pas exactement les caractères des semences originelles et il recommence jusqu'à ce qu'il obtienne des lignées pures de Pois à graines lisses et de Pois à graines ridées.

Première génération d'hybrides

fécondation croisée

Mendel croise alors ces deux variétés pures par fécondation artificielle **4**.

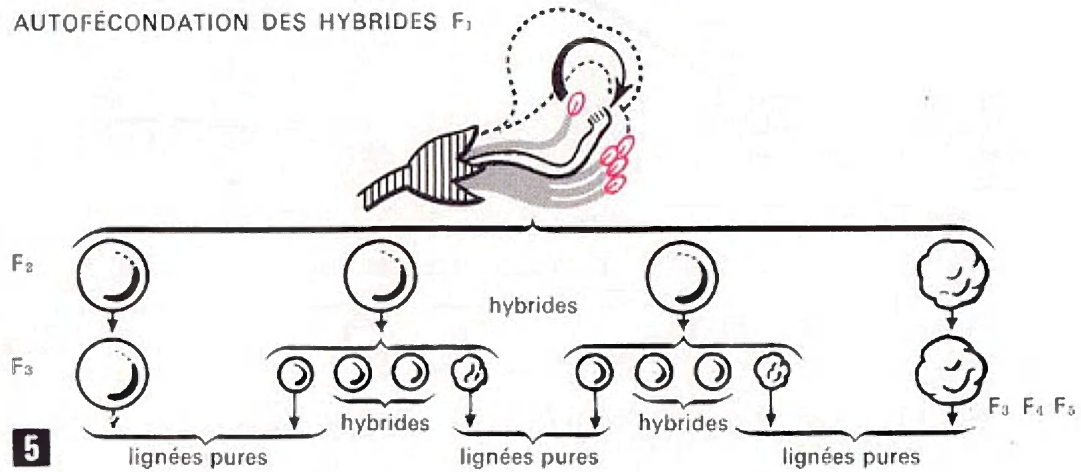
Il laisse mûrir les gousses et en récolte les graines. Les résultats sont uniformes quel que soit le sens du croisement ($\text{♀ lisse} \times \text{♂ ridé}$ ou $\text{♂ lisse} \times \text{♀ ridée}$) : tous les descendants de première génération (ou fratrie F^1) sont à cotylédons lisses comme l'un des parents. Le caractère ridé de l'autre parent semble avoir disparu.

Deuxième génération d'hybrides **5** page 260.

autofécondation

Après avoir semé les graines lisses hybrides de la récolte F^1 , Mendel laisse s'auto-féconder les plantes qui en sont issues. Il recueille les graines de cette deuxième génération F^2 . Surprise ! Des graines ridées sont réapparues sur chaque pied, souvent mélangées dans chaque gousse aux graines lisses. Le caractère ridé, disparu à la génération précédente, était masqué, mais non éliminé, dans les hybrides F^1 . Tous les hybrides de la première génération F^1 sont semblables à l'un des parents dont le caractère (cotylédons lisses) est dit *dominant*. Le caractère de l'autre parent (cotylédon ridé), qui reparait à la génération suivante, est dit dominé ou *récessif*.

De plus, la réapparition du caractère récessif se fait à peu près dans la proportion d'un quart par rapport à l'ensemble des graines obtenues *si l'expérience a été faite avec un grand nombre d'hybrides*. (Plus précisément, 253 hybrides F^1 ont donné à Mendel en F^2 7 324 graines, parmi lesquelles 5 474 étaient lisses et 1 850 ridées, d'où le rapport 2,96/1, très proche de 3/1.)



Troisième génération d'hybrides

Toutes les graines F_2 sont semées. Elles donnent des plantes dont on laisse les fleurs s'autoféconder. Mendel récolte et sème leurs graines F_3 :

- Les pieds issus de grains ridés donnent exclusivement des grains ridés et cette constance se perpétue au cours des générations ultérieures : les grains ridés représentent donc une race pure, fixée.
- Parmi les graines lisses : a. un tiers environ donnent des plantes qui produisent une descendance graines lisses : elles appartiennent donc aussi à une lignée pure. Les deux autres tiers donnent des plantes produisant un mélange de graines lisses et de graines ridées dans les proportions 3 à 1 : elles représentent donc des hybrides, comme celle, de la génération F_1 5.

L'étude de cette 3^e génération d'hybrides permet ainsi de préciser les caractères héréditaires des graines F_2 : les hybrides de deuxième génération F_2 comprennent les proportions de $1/4$ de lisses purs, $1/2$ de lisses hybrides, $1/4$ de ridés purs.

● Interprétation des résultats

Ces résultats se comprennent si l'on admet, comme Mendel, les faits suivants :

- 1 - Les caractères (lisse ou ridé) transmis par les gamètes de l'ovule et du pollen sont conditionnés par un facteur L (lisse) et r (ridé) présent dans ces gamètes. On convient de représenter le caractère dominant par une majuscule (L), le caractère récessif par une minuscule (r).
- 2 - Les deux facteurs coexistent chez les hybrides de première génération dont la formule factorielle concernant ces caractères peut s'exprimer par Lr.
- 3 - Un hybride dont les cellules contiennent à la fois L et r produit des gamètes porteurs chacun d'un seul facteur (pureté des gamètes) et fournit en quantités égales des gamètes des deux types.

Au cours de la fécondation, un grain de pollen porteur, par exemple, du facteur L a donc des chances égales de féconder un ovule (L) ou un ovule (r). Il y a ainsi quatre combinaisons possibles 6.

ovules de l'hybride Lr		grains de pollen de l'hybride Lr	
L	r	L	r
LL	Lr	graine lisse	graine lisse
Lr	rr	graine lisse	graine ridée

pollen L $\times$ ovule L $\rightarrow$ pois LL
 pollen L $\times$ ovule r $\rightarrow$ pois Lr
 pollen r $\times$ ovule L $\rightarrow$ pois rL
 pollen r $\times$ ovule r $\rightarrow$ pois rr

Sur ces quatre combinaisons, deux sont équivalentes (Lr et rL) et correspondent à des hybrides identiques à ceux de F¹; les autres correspondent aux types purs, dominant ou récessif, d'où l'on était parti. Le caractère récessif n'a, enfin, qu'une chance sur 4 de se manifester puisque les individus LL et Lr sont du type dominant.

L'hypothèse de Mendel sur la disjonction des facteurs lors de la formation des gamètes permet donc d'expliquer les différents types obtenus en F¹ et F², et leurs proportions relatives. Cependant, ces proportions ne seront effectivement retrouvées au cours des expériences que si l'on prend soin, comme le fit Mendel, d'observer un grand nombre d'individus de chaque génération. Si l'on ne considère que quelques gousses contenant, par exemple, des graines de la génération F², certaines ne contiendront que des graines lisses, d'autres des graines ridées et la plupart contiendront un mélange des deux types dans des proportions très variables.

La loi statistique de Mendel est une loi des grands nombres, comme celle qui régit les jeux de hasard, ce qui peut faire parler d'une *loterie de l'hérédité*.

En effet, lorsqu'on joue à pile ou face avec une seule pièce de monnaie, il y a théoriquement autant de chance pour une face que pour l'autre. Cependant, ceci ne se vérifie que pour un très grand nombre. Si l'on joue dix fois seulement, on peut trouver par exemple 8 faces et 2 piles, d'où un écart proportionnel considérable (3/5 ou 60 %). Sur 100 opérations où l'on aura 43 faces et 57 revers, l'écart relatif est beaucoup plus faible (14 %). Il est encore moindre si l'on joue 1000 fois (par exemple 510 faces et 490 piles, soit 0,2 %).

On pourrait schématiquement assimiler l'individu hybride à la pièce de monnaie dont les deux faces représentent les deux sortes de gamètes portant le facteur L ou r. Deux pièces lancées simultanément un grand nombre de fois donnent les associations : face-face, face-pile, pile-face, pile-pile, et si le jeu est poursuivi plusieurs centaines de fois, on relève sensiblement les proportions : 1 face-face, 2 face-pile, 1 pile-pile.

● Vocabulaire

La science de l'hérédité utilise aujourd'hui un vocabulaire précis qu'il faut connaître.

On appelle *gènes* les facteurs héréditaires. Pour un caractère donné, les individus de race pure (à grains lisses LL ou à grains ridés rr) proviennent d'un œuf portant en double le même facteur ou gène. On dit qu'ils sont *homozygotes* (du grec *homos*, semblable et *zygos*, lien, couple). Au contraire, les individus hybrides Lr et rL portant un couple de deux gènes dissemblables L et r sont dits *hétérozygotes* (du grec *heteros*, autre et *zygos*, couple). Les deux facteurs correspondants, mais d'effets dissemblables, sont appelés *allélomorphes* (du grec *allellos*, l'un et l'autre et *morphè*, forme) ou, plus simplement, des *allèles*.

Par suite de la dominance, les homozygotes LL et les hétérozygotes Lr ou rL ont même apparence extérieure (grains lisses). On dit qu'ils ont même *phénotype* (du grec *phainein*, apparaître et *typos*, empreinte) tandis que leurs *génotypes* sont différents (LL et Lr).

2 DEUXIÈME TYPE DE MONOHYBRIDISME : hybrides de type intermédiaire

Mendel, dans ses expériences, n'a rencontré que des couples de caractères dont l'un est dominant et l'autre récessif; d'autres expérimentateurs ont rencontré des hybrides de type intermédiaire par rapport aux parents (non dominance).

Vous avez étudié sous forme d'exercices (p. 256 à 258) un exemple d'hybridation (Poules andalouses) se rapportant à ce deuxième type qui, en F², donne 50 % d'hybrides de type intermédiaire, 25 % de types purs correspondant à l'un des grands-parents, 25 % de types purs correspondant à l'autre grand-parent.

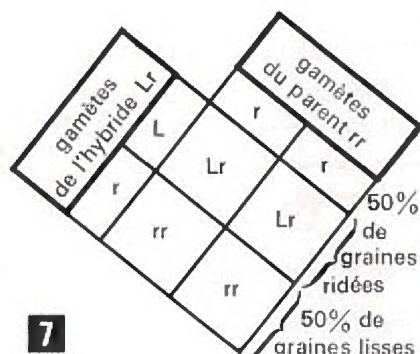
3 CROISEMENT DE RETOUR 7

Lorsque la dominance existe, il peut être important pour un chercheur ou un éleveur de pouvoir distinguer un individu pur (homozygote pour le caractère considéré) d'un hybride (hétérozygote) ayant le même phénotype. Il pratique alors le *croisement de retour* ou *croisement-test* (croisement de l'hybride supposé avec un parent du type récessif).

Supposons que l'on veuille savoir si des pois à graines lisses sont de génotype LL ou Lr; en croisant une plante de ce type avec la plante à graines ridées, on aura :

soit $LL \times rr \rightarrow 100 \% Lr$
soit $Lr \times rr \rightarrow 50 \% Lr + 50 \% rr$

Les résultats obtenus permettent une conclusion certaine.



4 LOIS DE L'HÉRÉDITÉ

- Les patientes recherches statistiques de Mendel révèlent que les proportions des diverses associations de caractères sont mathématiquement définies. Poursuivis avec une rigueur pastoriennne et interprétés avec une perspicacité géniale, ces travaux fastidieux ont conduit à une expression de la transmission héréditaire dans l'hybridation, universellement connue aujourd'hui sous le nom de **Lois de Mendel**.

1^{re} Loi - Uniformité des hybrides de première génération : *Les hybrides de première génération F¹ sont semblables, soit qu'ils rappellent l'un des parents (dominance), soit qu'ils réalisent un type intermédiaire (non dominance).*

2^e Loi - Disjonction (ou ségrégation) des caractères allélomorphes lors de la formation des cellules sexuelles, d'où, en corollaire, loi de pureté des gamètes.

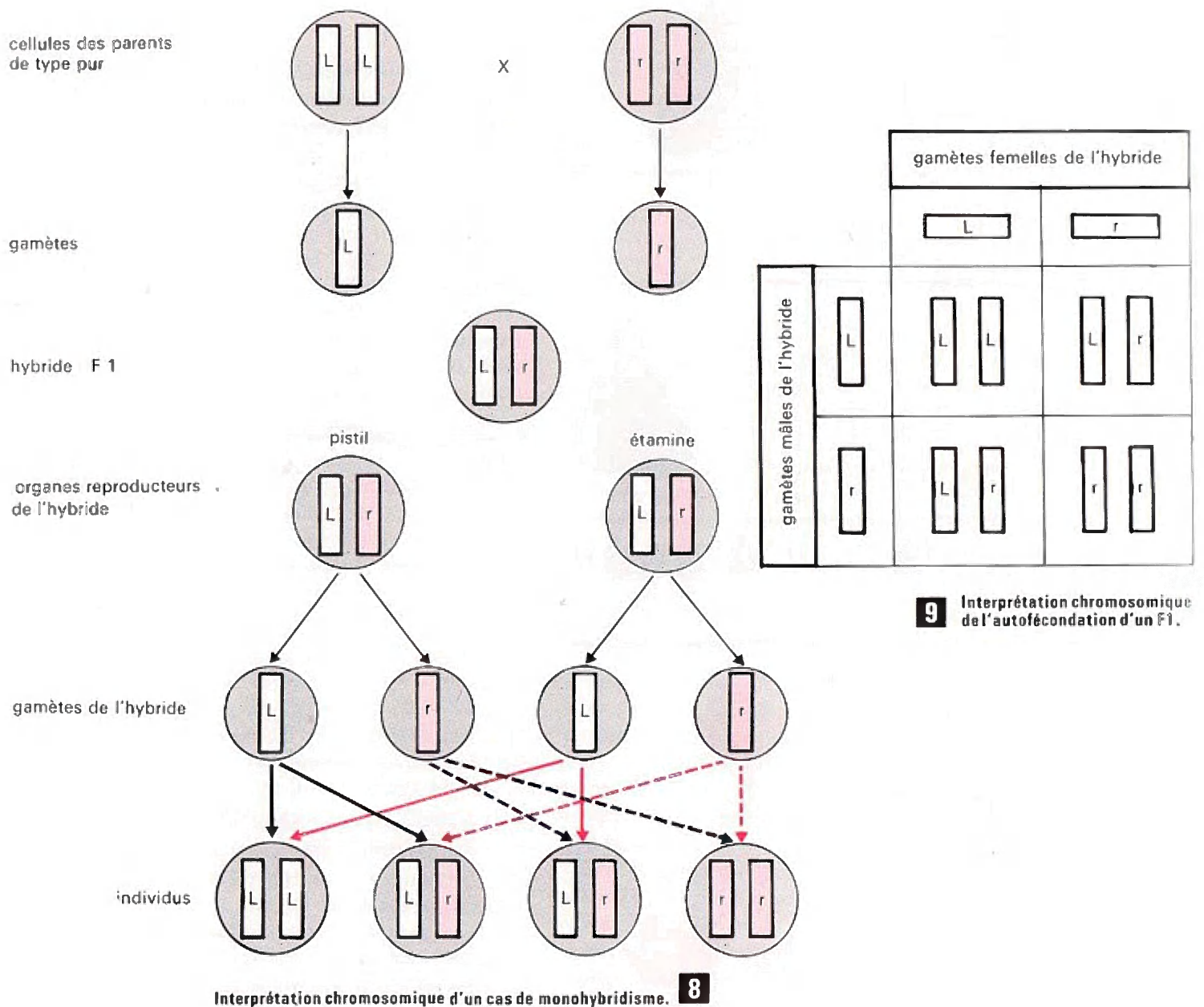
3^e Loi - Polymorphisme de la deuxième génération *(issue du croisement des hybrides F¹) dont la moitié fait retour aux types purs.*

- Se plaçant volontairement dans des conditions très particulières (lignées pures - petits nombres de caractères distinctifs - caractères nettement tranchés), Mendel réussit à ouvrir la première brèche dans le mystère de l'hérédité. En travaillant avec ses méthodes sur d'autres espèces, les généticiens ont apporté des précisions nouvelles; en particulier sur la dominance et le rôle des chromosomes dans l'hérédité.

Quelques remarques sur la dominance

Même lorsque la dominance paraît absolue, un examen attentif montre souvent des traces de caractères récessifs chez les hybrides¹. Il peut, selon les caractères étudiés, exister tous les intermédiaires entre la dominance décrite par Mendel et la non dominance (hybrides de type intermédiaire). De plus, la dominance peut dépendre de l'âge, du sexe, de la température, de la lumière, etc.; elle peut être relative (un gène peut dominer l'un de ses allèles et se montrer récessif lorsqu'il est couplé avec un autre de ses allèles), etc.

1. Les grains d'amidon des pois lisses sont simples, ceux des pois ridés sont composés, ceux des hybrides Lr sont des deux types mélangés.



5 LOCALISATION DES GÈNES DANS LA CELLULE : ROLE DES CHROMOSOMES DANS L'HÉRÉDITÉ

Transmis par les gamètes, les gènes sont obligatoirement des constituants cellulaires. Il est impossible, lorsqu'on connaît leur mode de répartition au cours des croisements, de ne pas voir un parallélisme entre leur comportement et celui des chromosomes. Les phénomènes cytologiques de la méiose, de la fécondation et de la mitose étant encore ignorés ou mal connus lors des travaux de Mendel, celui-ci ne pouvait pousser ses interprétations jusqu'au niveau des structures cellulaires. Il est solidement établi aujourd'hui, par de multiples arguments dont nous étudierons des exemples au chapitre 24, que les gènes sont portés par les chromosomes

8 et **9**.

Exercices d'application

Exercice n° 1

La figure 10 représente les résultats statistiques du croisement entre deux races pures de l'*Ortie dioïque* différentes par la forme des feuilles. (Chez ces plantes, il existe des individus femelles dont les fleurs ne contiennent pas d'étamines et des individus mâles dont les fleurs n'ont que des étamines.)

La figure 11 représente les résultats statistiques du croisement entre deux races pures de *Belles-de-Nuit*, une race à fleurs blanches et une race à fleurs rouges. (Les fleurs de Belle-de-Nuit sont bisexuées.) La génération F₁ est à fleurs roses.

a. Comment a-t-on opéré, dans chaque cas, pour obtenir la génération F₁ ? Pourquoi cette génération a-t-elle été figurée par une seule feuille ou une seule fleur ? Exprimez par des symboles le génotype de chaque parent et celui de F₁ — Comparez les caractères de la génération F₁ à ceux des parents correspondants.

b. Comment a-t-on opéré pour obtenir la génération F₂ ? Pourquoi cette génération est-elle représentée ici par 4 feuilles (ou 4 fleurs) seulement ? Donnez le tableau à double entrée permettant d'expliquer les résultats figurés.

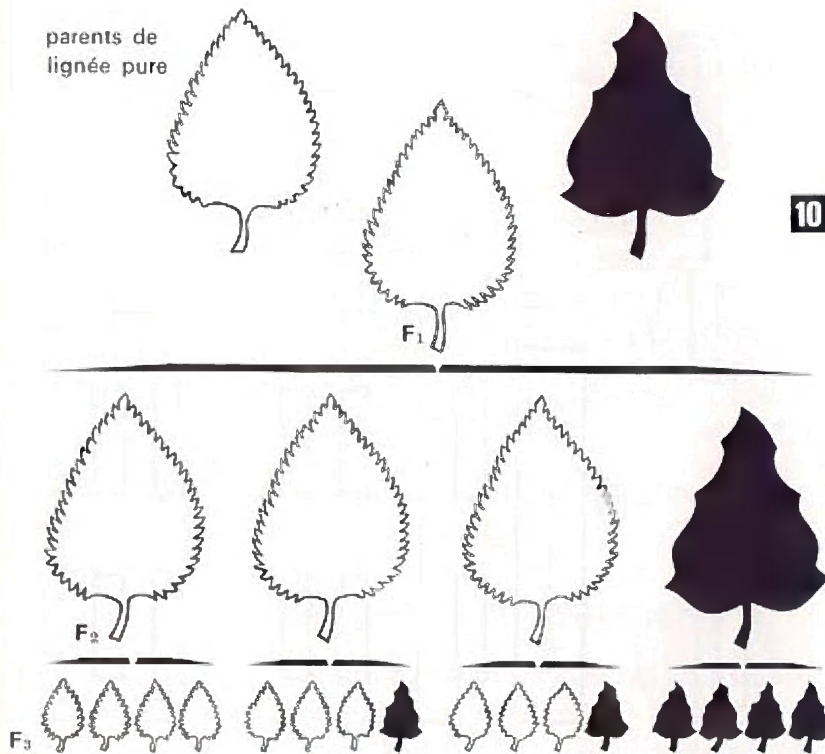
c. Que représente la génération F₃ ? Pourquoi a-t-elle été figurée dans le cas de l'*Ortie* ? Pourquoi a-t-on négligé de le faire dans le cas de la Belle-de-Nuit ?

Exercice n° 2

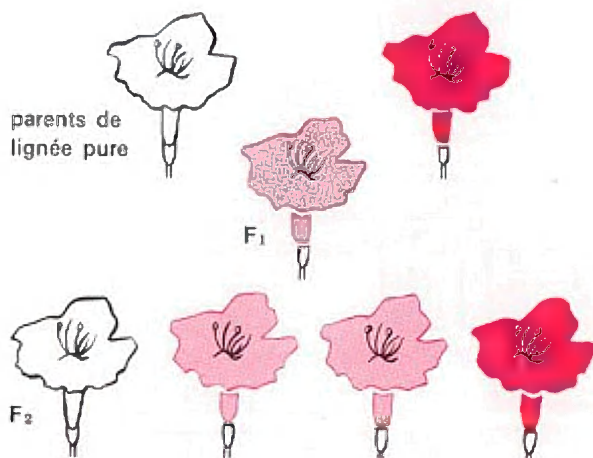
On a croisé entre elles deux variétés pures de Maïs : l'une possède des grains de pollen et des graines riches en amidon ; l'autre, des grains de pollen et des graines riches en dextrine.

a. Si l'on traite par l'eau iodée le pollen issu d'une étamine de l'hybride et si l'on a la patience de compter tous les grains de pollen, on trouve que la moitié exactement de ces grains est colorée en bleu, l'autre en rouge. Comment pouvez-vous expliquer ce fait ?

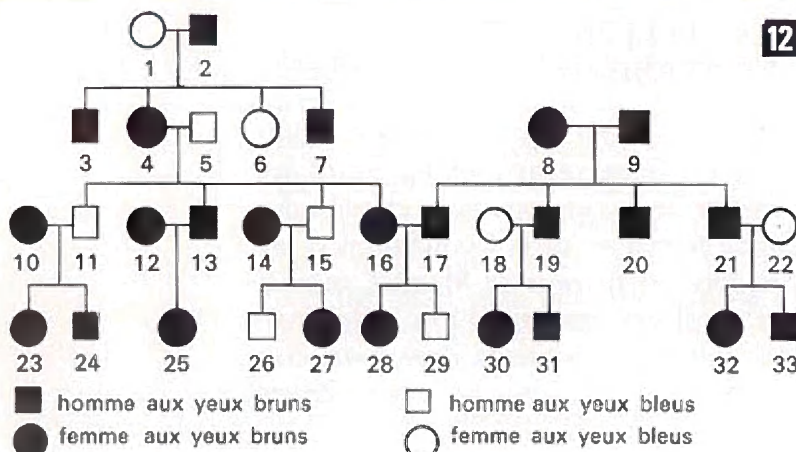
b. L'autofécondation des hybrides donne des épis portant chacun un mélange de graines qui diffèrent entre elles par leurs réserves : 71,3 % des graines d'un épi, par exemple, sont riches en amidon, le reste étant riche en dextrine. Expliquez ce résultat.



10



11



12

Exercice n° 3

Une variété de Vison, dite Kohinor, possède une fourrure blanche marquée d'une élégante ligne noire dorsale. D'après les statistiques :

- le croisement Kohinor x blanc donne 50 % Kohinors + 50 % blancs
 - le croisement Kohinor x noir donne 50 % Kohinors + 50 % noirs
 - l'appariement de deux Kohinors donne 50 % Kohinors + 25 % blancs + 25 % noirs.
- Interprétez ces résultats.



La variété « Kohinor » du Vison.

Exercice n° 4

a. L'arbre généalogique donné par 12 précise la couleur des yeux des membres de quatre générations dans une certaine famille.

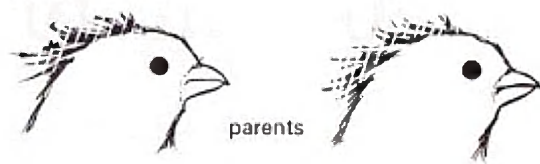
Indiquez, pour chaque individu, son (ou ses) génotype(s) probable(s) en représentant par B le gène dominant produisant les yeux bruns, et par b le gène récessif produisant les yeux bleus.

b. On a entendu dire au cours d'une conversation : « Les Lefranc ont tous deux les yeux bruns et leurs deux enfants les yeux bleus : cela ne confirme pas les lois de Mendel ». Qu'en pensez-vous ?

Exercice n° 5

Un gène *léta* (du latin *letum* : mort) est un gène dont l'action est telle que les œufs ou les embryons homozygotes pour ce gène ne sont pas viables. Chez un hétérozygote, au contraire, son action nocive est corrigée par l'allèle normal.

Si nous étudions la descendance de plusieurs couples de Canaris huppés, nous trouvons qu'un quart environ des œufs ne se développent pas tandis que les autres donnent des Canaris, huppés ou non, dans la proportion de deux huppés pour un Canari normal 13. Trouvez les génotypes des Canaris et de l'œuf figuré, sachant :



- que le croisement canari huppé x canari normal donne statistiquement une moitié de descendants huppés et l'autre moitié sans huppe ;
- que les canaris normaux croisés entre eux donnent toujours des canaris normaux.

Exprimez, sous forme de tableaux à double entrée, l'intervention des gènes dans les croisements : canari huppé x canari huppé et canari huppé x canari normal.

Exercice n° 6

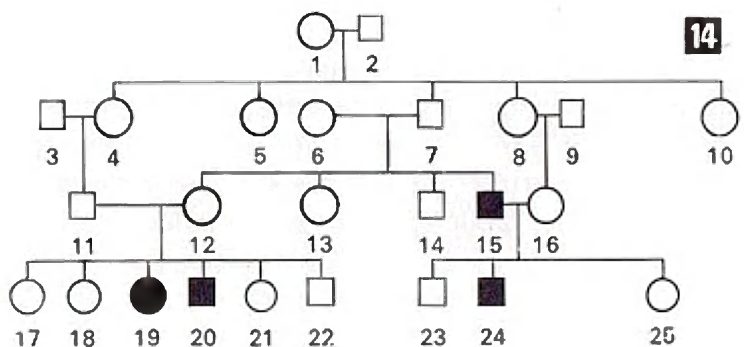
Dangers des mariages consanguins.

Dans l'arbre généalogique suivant 14, les figures noires correspondent à des individus présentant de l'atrophie musculaire (caractère habituellement rare). Indiquez le mode de transmission (dominant ou récessif) du caractère étudié.

Quel est le degré de parenté entre 11 et 12, entre 15 et 16 ? En supposant que les individus 17 à 25 ne soient pas encore nés, quelles hypothèses pourrait-on faire sur l'origine de la tare de 15 ?

Pourquoi la réapparition du caractère étudié se fait-elle en cas de mariage entre proches parents ?

Les carrés désignent les hommes, les cercles désignent les femmes.



20. Dihybridisme

Il y a dihybridisme quand le croisement se fait entre parents qui diffèrent l'un de l'autre par deux caractères seulement.

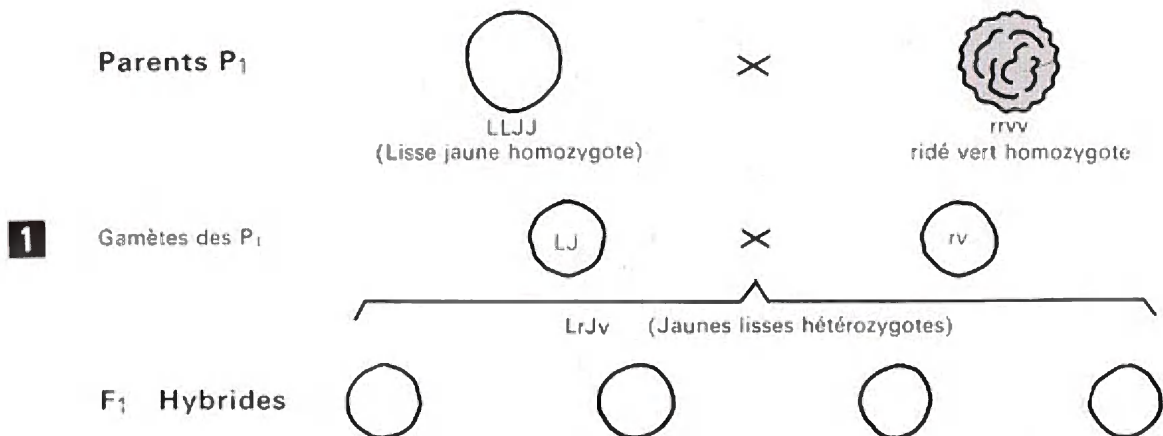
1 ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DU DIHYBRIDISME

Nous nous bornerons à deux exemples portant sur des caractères transmis avec dominance.

1^{er} EXEMPLE : SÉGRÉGATION INDÉPENDANTE DES CARACTÈRES

Une expérience de Mendel sur les Pois

Mendel croise deux races pures différant à la fois par la forme (lisse ou ridée) et par la couleur (jaune ou verte) de leurs graines **1**. Partant de plantes à graines lisses et jaunes et de plantes à graines ridées vertes, il obtient une première génération F₁ d'hybrides semblables, tous à graines lisses et jaunes (lisse domine ridé, jaune domine vert).



L'autofécondation de ces hybrides donne une deuxième génération F₂ dans laquelle on dénombre 4 sortes de graines : 315 graines lisses et jaunes, 108 graines lisses et vertes, 101 graines ridées et jaunes et 32 graines ridées et vertes. On trouve donc, à peu près, les proportions suivantes :

- pour 9 graines jaunes lisses,
- 3 graines jaunes ridées,
- 3 graines vertes lisses,
- 1 graine verte ridée.

♀ ♂		GAMETES ♀ DES HYBRIDES F ₁			
		JL	Jr	vL	vr
DES HYBRIDES F ₁	JL	 JJLL	 JJLr	 JvLL	 JvLr
	Jr	 JJrL	 JJrr	 JvrL	 Jvrr
	vL	 vJLL	 vJLr	 vvLL	 vvLr
	vr	 vJrL	 vJrr	 vvrL	 vvrr






9 Jaune lisse 3 Jaune ridé

3 vert lisse 1 vert ridé

Phénotypes.

2

Dihybridisme. Croisement d'un Pois à graines jaunes lisses et d'un Pois à graines vertes ridées. En F₂ : sur 16 combinaisons, 4 sont homozygotes pour les 2 caractères (dans les 4 cases bordées rouges, situées sur la diagonale du tableau).

Mendel constate que non seulement les caractères récessifs vert et ridé réapparaissent, mais qu'ils se trouvent, pour un certain pourcentage, associés à un autre caractère dominant réalisant alors les types nouveaux : pois à graines lisses vertes, pois à graines jaunes ridées.

Il en déduit que les caractères lisse, ridé, jaune et vert se sont séparés les uns des autres, lors de la formation des gamètes chez les hybrides : il y a eu disjonction (ou ségrégation) *indépendante* des caractères des parents.

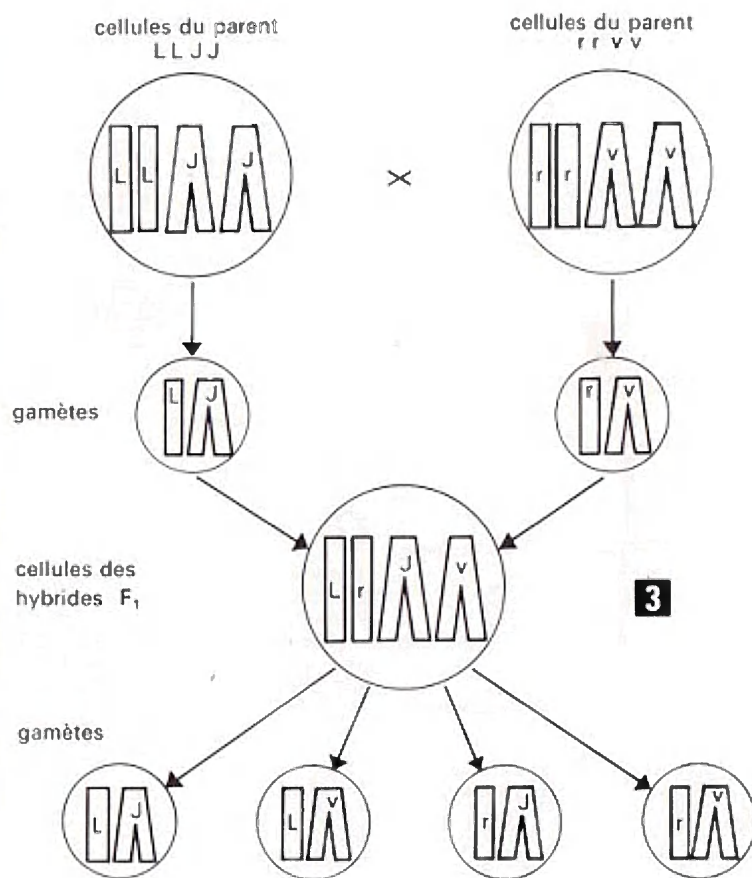
De la disjonction résulte, dans l'exemple précédent, la formation, en quantités égales, de quatre sortes de gamètes chez les hybrides de F₁ **2**, ce qui rend possible les seize combinaisons indiquées dans le tableau. Connaissant les caractères dominants, on peut expliquer les résultats obtenus quant aux phénotypes des graines.

Mendel vérifia son hypothèse de ségrégation indépendante des caractères étudiés en effectuant le croisement de retour : Hybride F₁ × parent rrvv.

Il obtint :

PREMIÈRE EXPÉRIENCE		DEUXIÈME EXPÉRIENCE	
♀ hybride × ♂ récessif	31 graines lisses jaunes 26 graines lisses vertes 27 graines ridées jaunes 26 graines ridées vertes	♀ hybride × ♂ récessif	24 graines lisses jaunes 25 graines lisses vertes 22 graines ridées jaunes 27 graines ridées vertes

Son hypothèse se révélait exacte.



Interprétation chromosomique

Les résultats de Mendel s'expliquent aisément si l'on admet que chaque couple d'allèles est situé sur une paire de chromosomes distincte **3**.

2^e EXEMPLE : LIAISON DES CARACTÈRES

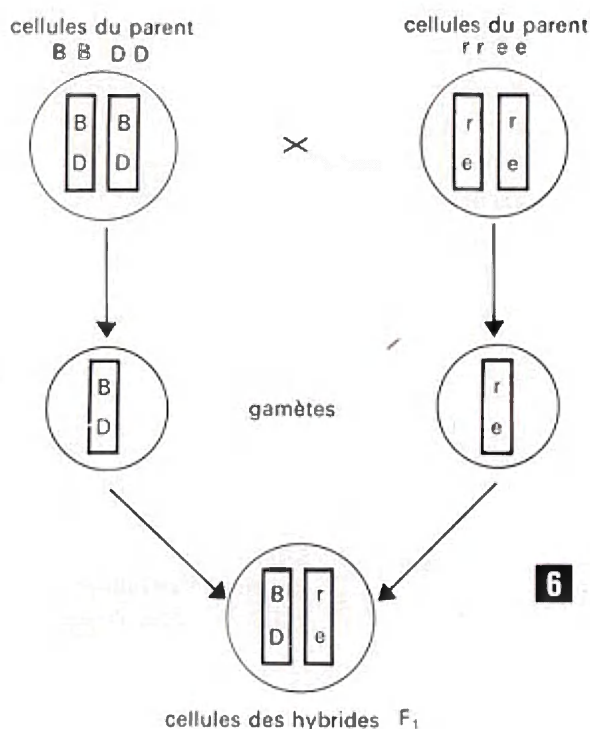
La ségrégation indépendante des facteurs dans les gamètes de l'hybride n'est pas un cas général. Le hasard a voulu que, dans ses expériences de di- et de polyhybridisme, Mendel n'ait rencontré que ce type de transmission. D'autres biologistes ont mis en évidence la possibilité d'une *liaison des caractères*. On dit aussi *linkage*, de l'anglais *to link* : unir, parce que les premiers de ces biologistes étaient américains. En voici un exemple pris chez les Pois.

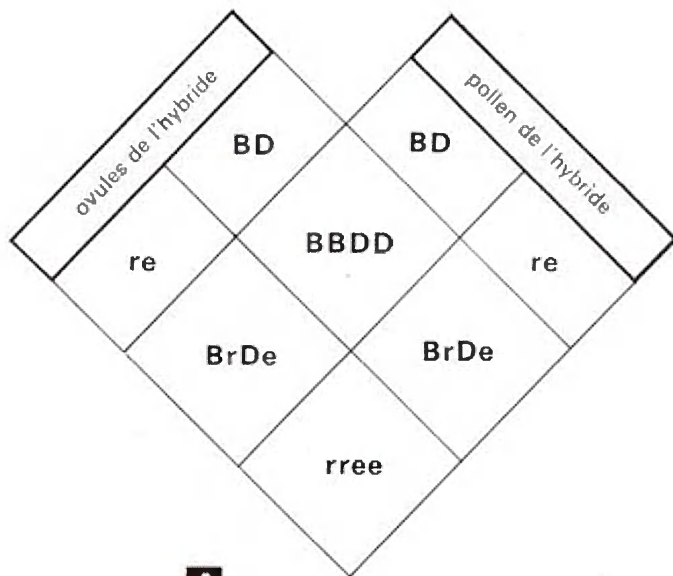
Croisons entre elles deux races pures de Pois :

- la première à fleurs bleues et étendard dressé;
- la seconde à fleurs rouges et étendard enroulé.

On n'obtient en F¹ que des Pois à fleurs bleues et étendards dressés puis, en laissant ces hybrides s'autoféconder, une génération F² comprenant :

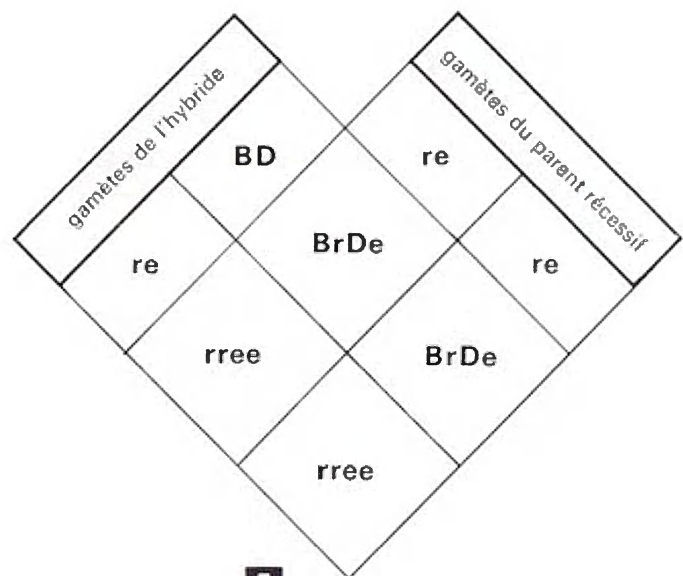
- 3/4 de plantes à fleurs bleues et étendards dressés;
- 1/4 de plantes à fleurs rouges et étendards enroulés ; c'est-à-dire les proportions du





4

Autofécondation de l'hybride Br De.



5

Croisement de retour.

monohybridisme. Le tableau de la figure **4** résume et explique ces faits. La figure **5** résume et explique le croisement de retour :

hybride (BrDe) x parent récessif (rree).

Les résultats obtenus ne peuvent s'expliquer que par une transmission *en bloc* des deux caractères transmis tous les deux par le même chromosome **6**.

2 POLYHYBRIDISME

Poursuivant l'analyse factorielle de l'hybridation, Mendel a croisé des races pures différant par trois (*trihybridisme*), quatre (*tétrahybridisme*), cinq, six et jusqu'à sept caractères.

✖ Les hybrides de première génération F¹ étaient toujours semblables, par dominance. La deuxième génération F² présentait une gamme de variétés dont le nombre s'élevait très rapidement avec celui des caractères considérés.

Il faut, pour analyser de telles expériences, obtenir un très grand nombre de descendants afin que toutes les combinaisons possibles se réalisent. Dans l'espèce humaine, les parents diffèrent toujours entre eux par des centaines de caractères; l'hérédité est alors une loterie où chaque enfant réalise une combinaison, imprévisible, parmi les millions de possibilités. D'un seul couple humain pourraient naître, en théorie, 225 trillions de sortes d'enfants.

C'est pourquoi, des frères et sœurs, tout en ayant beaucoup de points communs, sont, dans le détail, souvent très différents (par la taille, le visage, le caractère, l'intelligence, la sensibilité, etc.). Seuls, les *vrais jumeaux* provenant de la bipartition d'un même œuf présentent une similitude parfaite car ils ont même génotype **1** page 235. Les *faux jumeaux*, provenant de deux œufs développés en même temps (donc de deux ovules fécondés séparément par des spermatozoïdes différents), diffèrent autant que deux frères ou sœurs nés à des années d'intervalle **2** page 235. En particulier, ils peuvent être de sexes différents.

3 AMÉLIORATION DES PLANTES CULTIVÉES ET DES ANIMAUX DOMESTIQUES

Vous comprendrez maintenant l'aide précieuse que la connaissance des travaux de Mendel apporte à l'éleveur ou au cultivateur.

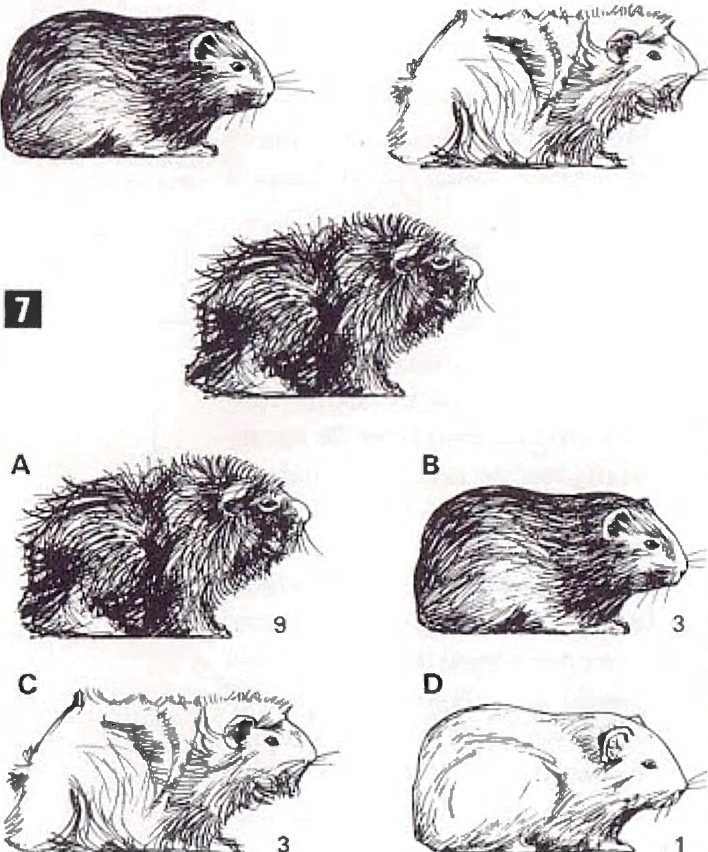
• Multiplication des mutants

Ainsi, l'apparition fortuite, en 1914, dans une portée d'un clapier sarthois, de deux lapins porteurs d'une fourrure de type nouveau (variété dite « Castorex ») mais foncée, comme celle des parents, a permis, par croisement avec des lapins blancs de fourrure ordinaire, d'obtenir en F^2 une nouvelle variété pure à poils blancs ayant les qualités du mutant (variété dite « Hermine-Rex »). L'éleveur n'est pas découragé lorsqu'il n'obtient en F^1 que des lapins foncés. Il sait que le caractère blanc, récessif, réapparaîtra en F^2 , dans la proportion d'un quart et à l'état homozygote, permettant la sélection d'une nouvelle lignée pure « Hermine-Rex » où le gène mutant se trouve associé à un gène déjà connu.

• Réunion dans une même lignée de caractères dispersés dans des variétés différentes

La disjonction des caractères et leur recombinaison à la fécondation expliquent que l'on puisse « créer » des variétés nouvelles réunissant des qualités dispersées dans plusieurs lignées. Ainsi, à partir d'une lignée très productive mais peu précoce

Exercices d'application



Exercice n° 1 7

P_1 On a croisé entre elles deux lignées pures de Cobayes (P) : une lignée à poils noirs et lisses ; une lignée à poils blancs et hirsutes.

a. Que représente la figure F_1 ? Décrivez le phénotype du cobaye F_1 . Pourquoi cet animal ne ressemble-t-il exactement à aucun des deux parents ?

F_1

b. Exprimez par une formule le génotype de chaque parent et celui du cobaye F_1 .

c. Que représente la figure F_2 ? Dressez le tableau à double entrée permettant d'expliquer les résultats figurés en F_2 .

F_2 d. Indiquez pour chacun des cobayes A, B, C et D son (ou ses) génotype(s) possible(s).

e. Les expériences, dont les résultats sont exprimés par la figure, ont-elles pu porter uniquement sur les sept cobayes figurés ? (Un couple de cobayes donne trois portées de 2 à 6 petits par an pendant 3 ou 4 ans.)

et d'une autre lignée peu productive et précoce, a pu être obtenu un blé productif et précoce à la fois. On peut donc disposer aujourd'hui de races de blé adaptées chacune à un climat particulier mais résistant à la fois à la verse et à la rouille et possédant, selon la destination prévue (panification ou fabrication de pâtes), une plus grande richesse en amidon ou en gluten... Après hybridation, le sélectionneur choisit, en F^2 , les phénotypes les meilleurs qui, multipliés désormais par autofécondation, lui donneront des lignées homozygotes s'il a soin d'éliminer en F^3 , F^4 , etc., les types non conformes à ses désirs.

● Culture d'hybrides

La grande homogénéité des hybrides F^1 , leur vigueur bien supérieure à celle des parents, les rendements (s'il s'agit de céréales) trois ou quatre fois supérieurs à ceux des lignées pures, sont des avantages non négligeables. Ainsi s'explique que la culture des maïs hybrides soit largement répandue aujourd'hui malgré la disjonction des caractères en F^2 , rendant inutilisables comme semence les grains produits. D'ailleurs, de nombreuses plantes peuvent être multipliées de façon végétative par boutures ou greffes qui, formées de cellules identiques à celles de l'hybride, transmettent intégralement les caractères de la plante-mère. Nos différentes variétés de vignes, arbres fruitiers, pommes de terre, rosiers, etc., sont des hybrides.

Exercice n° 2

Désireux d'entreprendre l'élevage en grand des lapins, un cultivateur achète une portée de 7 lapins gris à pelage normal, tous identiques, comprenant 5 femelles et 2 mâles. Au bout d'un an, ces lapins, soigneusement isolés de leurs descendants après chaque sevrage, ont mis au monde un total de 226 lapins dont 128 seulement sont identiques aux parents ; 43 individus du surplus, bien que gris, présentent un pelage particulier de type rex, tandis que tous les autres sont blancs et, parmi ces lapins blancs, 15 sont de pelage rex et 40 de pelage normal.

D'après ces résultats :

- Quels sont les différents génotypes possibles des lapins gris à pelage normal possédés par notre éleveur ?
- Quel est, en ce qui concerne les lapins achetés, leur génotype le plus probable ?
- Les fourrures de type rex étant de plus grande valeur que celles de type normal, le cultivateur décide de choisir parmi son élevage des reproducteurs capables de lui fournir le

plus rapidement possible des générations constituées totalement de lapins de type rex. Comment devra-t-il effectuer cette sélection s'il désire que les lapins soient : uniquement des lapins blancs ? pour 50 % des lapins blancs ? uniquement des lapins gris ?

Exercice n° 31

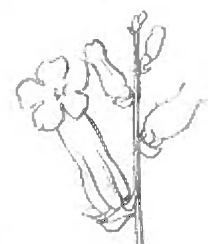
On croise des Mufliers de race pure différant par plusieurs caractères **8**. Les hybrides de F^1 , croisés entre eux, donnent naissance en F^2 à :

- 189 plantes à corolle typique rouge
- 370 plantes à corolle typique rose
- 187 plantes à corolle typique blanche
- 62 plantes à corolle régulière rouge
- 126 plantes à corolle régulière rose
- 63 plantes à corolle régulière blanche.

Quels étaient les caractères des parents de race pure ? Cherchez les génotypes des hybrides de F^1 et des individus de F^2 .

1. Exercice fourni par Mlle Ferguson (Lille).

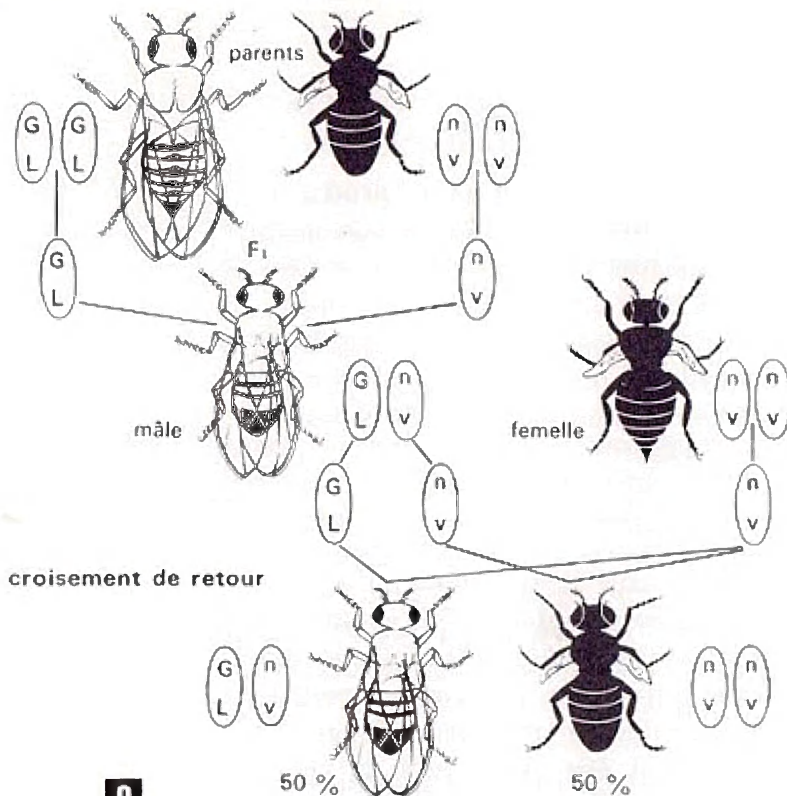
8



Forme régulière.



Forme typique.



9

Croisement de retour d'une *Drosophile* hybride mâle (LvGn) avec une femelle de type récessif (vvnn).

Exercice n° 4

On a croisé entre elles des *Drosophiles* de lignées pures 9 :

Mouche grise à ailes longues × Mouche noire à ailes vestigiales (ailes atrophiées)

(GGLL) × (nnvv)

a. Tous les individus de F1 sont gris à ailes longues. Donnez leur génotype.

b. L'appariement de deux hybrides F1 donne :

- 75 % de *Drosophiles* grises à ailes longues,
- 25 % de *Drosophiles* noires à ailes vestigiales.

Comment pouvez-vous interpréter ces résultats ?

c. On effectue le croisement entre hybrides de F1 et *Drosophiles* noires à ailes vestigiales (pour des raisons qui seront données page 280, ce croisement doit être réalisé entre un hybride mâle et une femelle noire à ailes vestigiales). On obtient environ :

- 50 % de *Drosophiles* grises à ailes longues,
- 50 % de *Drosophiles* noires à ailes vestigiales.

Dressez le tableau permettant d'expliquer ce résultat.

Exercice n° 5

Chez les Tomates, le caractère fruit rouge domine le caractère fruit jaune, le caractère tige grimpante domine le caractère tige naine.

D'autre part, ces caractères sont transmis de façon indépendante.

Un cultivateur disposant de deux lignées pures :

- l'une rouge et naine,
 - l'autre jaune et grimpante,
- désire obtenir des plants de tomates rouges et grimpantes. Il croise les deux lignées pures. Que va-t-il obtenir en F1 et en F2 ? Quelle proportion de plantes auront, en F2, le phénotype recherché ? Comment pourra-t-il déterminer quelles sont, parmi elles, les plantes homozygotes ?

Exercice n° 6

On admet que la couleur des yeux et le caractère droitier (ou gaucher) se transmettent dans l'espèce humaine conformément aux lois de Mendel. Œil brun domine œil bleu ; droitier domine gaucher.

Une femme aux yeux bruns et droitère a :

- pour mère, une droitère aux yeux bleus ;
- pour père, un gaucher aux yeux bruns.

Elle épouse un gaucher aux yeux bruns.

Quels peuvent être le (ou les) génotype(s) des parents ?

Quels pourront être les génotypes (et les phénotypes correspondants) de leurs enfants ?

TRAVAUX PRATIQUES : ÉTUDE D'ÉPIS DE MAÏS

Chaque grain d'un épi de Maïs est un fruit contenant une seule graine 10. L'embryon (ou plantule) ne possède qu'un cotylédon, peu développé, enfoncé en sucoir dans une masse plus ou moins farineuse, l'albumen, frère de la plantule demeuré à l'état inorganisé.

Albumen et plantule ont exactement le même patrimoine génétique. Dans les épis que vous aurez à étudier, couleur et forme du grain dépendent de l'albumen.

Un pied de Maïs porte deux sortes de fleurs 11 : sa tige est terminée par une longue et légère inflorescence mâle dont les fleurs ne produisent que du pollen. Les

fleurs femelles, groupées en épis, sont insérées plus bas sur la tige (elles ne produisent pas de pollen). Chaque épi est enveloppé de bractées, d'où sort une longue mèche de filaments : les stigmates.

Sous l'action du vent, les étamines des fleurs mâles laissent tomber le pollen sur les stigmates ; mais le vent peut aussi emmener le pollen vers d'autres pieds de Maïs du même champ ou d'un champ éloigné. Si le cultivateur n'a pas pris de précaution spéciale, un épi peut donc contenir des grains nés d'une autofécondation mêlés à des grains nés d'une fécondation croisée.

Le Maïs est d'origine américaine. Sa culture est maintenant largement répandue dans le monde, surtout sous forme d'hybrides, plus productifs que les formes non sélectionnées et surtout plus productifs que les lignées pures. Le Maïs est la plante cultivée dont la génétique est la mieux connue.

1^{er} exercice

Faites, d'après la figure 11, un schéma du pied de Maïs, complété par une légende.

2^e exercice

Analyse d'un épi ; découverte de son origine.

a. Un épi à grains tous semblables appartient à une lignée pure autofécondée ou à un hybride de F₁.

Ces hybrides sont en général plus grands et à grains bien plus nombreux que ceux de lignée pure 12.

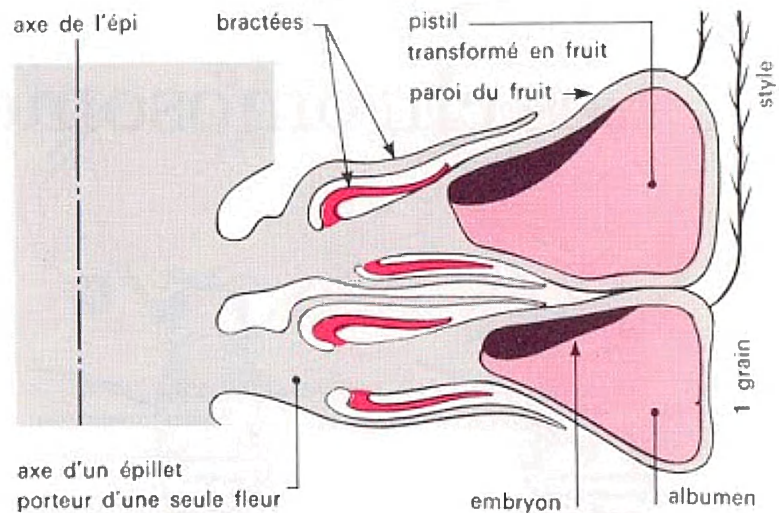
b. Un épi aux grains d'aspect varié peut : soit appartenir à une génération F₂, soit provenir d'un croisement de retour ou encore d'une lignée pure contaminée par du pollen étranger.

Recherchez les caractères différentiels, puis faites la liste des différents types de grains présents dans l'épi. Comptez ensuite leurs nombres respectifs et notez-les sur la liste¹.

Le décompte des grains est délicat. Il convient de prendre des points de repère : par exemple, mettre de place en place, le long de l'épi, des élastiques circulaires de couleurs différentes et compter les grains de chaque section.

En accomplissant ce travail, faites attention à ne pas détériorer l'épi ; s'il se détache des grains, recollez-les à leur place.

1. Si le nombre de types est supérieur à 4, l'exercice dépasse vos capacités ; abandonnez.



Coupe dans deux grains de Maïs encore en place sur l'épi. 10

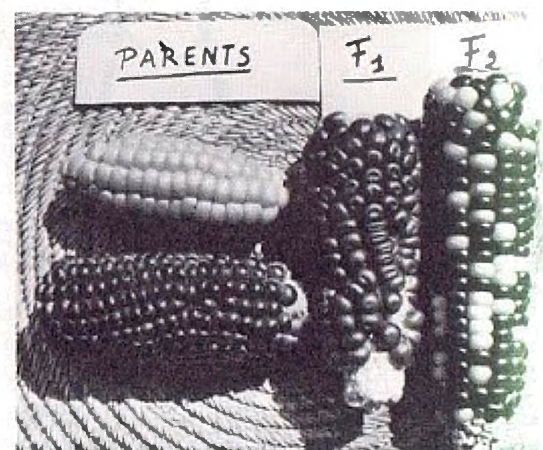
Bilan. Soit a le nombre de grains d'un certain type ; établissez ses proportions dans l'épi :

$$\frac{a \times 100}{\text{nombre total de grains}}$$

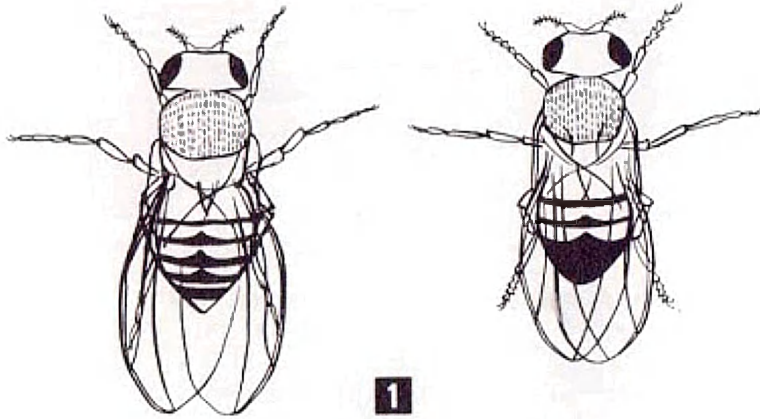
Faites de même pour les autres types. Notez les résultats sur la liste. D'après ces résultats, vous devez être capable de déterminer le type de croisement dont cet épi est issu (monohybridisme avec ou sans dominance, dihybridisme avec liaison ou avec ségrégation des caractères, croisement de retour, etc.).

Compte rendu. Précisez quels devaient être les caractères des parents et grands-parents puis dressez le tableau à double entrée correspondant à votre interprétation. Indiquez l'écart entre les prévisions et l'exemple étudié.

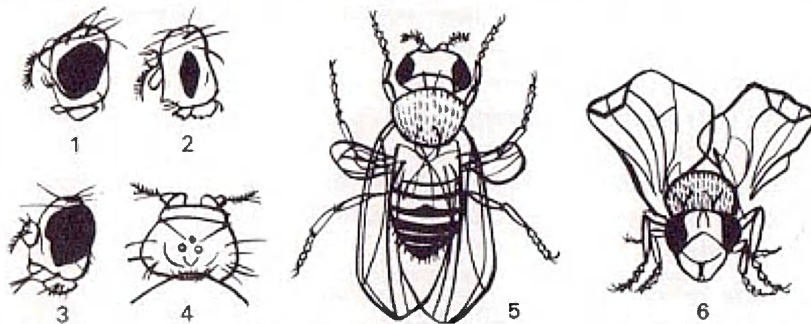
Comment, à votre avis, a-t-il fallu procéder, pratiquement, pour effectuer le croisement ?



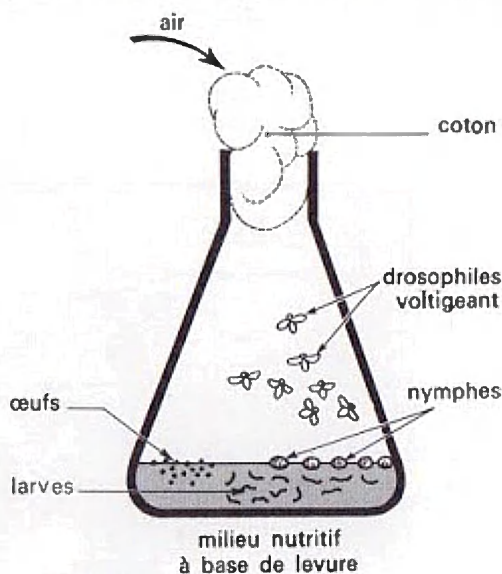
21. Les chromosomes dans l'hérédité



Femelle ♀ *Drosophila melanogaster* (d'après Morgan). ♂ Mâle



2 Quelques mutations de *Drosophila melanogaster*.
1, œil normal ; 2, œil bar ; 3, œil réniforme ; 4, absence d'yeux ;
6, ailes recourbées vers le haut ; 5 mutation à quatre ailes.
(D'après Morgan, Bridges et Sturtevant, 1925.)



3 Élevage des *Drosophiles*.

Le biologiste américain THOMAS HUNT MORGAN (1866-1945)¹ et ses élèves ont été parmi les premiers à se rendre compte du rôle des chromosomes dans l'hérédité. Ils travaillèrent sur plusieurs centaines de milliers de *Drosophiles*. Parmi les lignées pures de cette mouche, ils purent observer de nombreuses mutations portant sur la grosseur ou la couleur des yeux, la longueur des ailes, la couleur du corps **2** ...

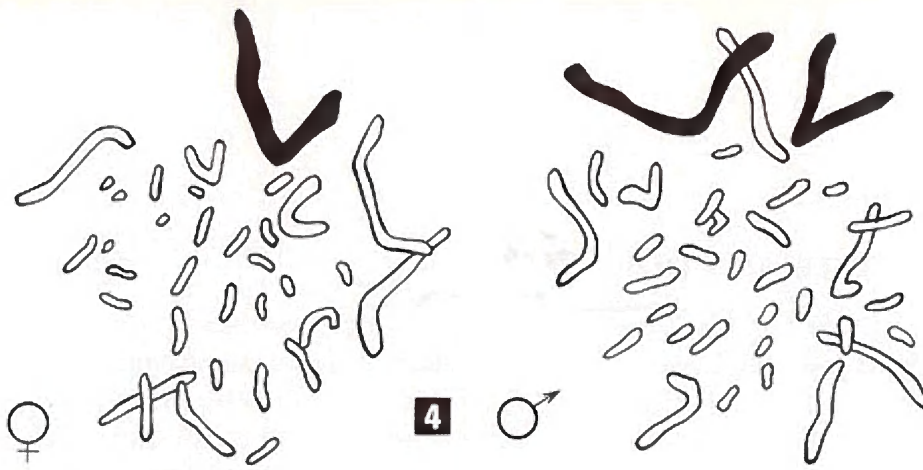
Leurs travaux ont confirmé les lois établies par Mendel, et, de plus, apporté une documentation impressionnante en faveur de l'interprétation chromosomique de l'hérédité. La présence de chromosomes géants chez la *Drosophile* leur fut encore un atout.

1 LA DROSOPHILE **1**

Forme sauvage et mutations (étude morphologique)

La *Drosophile* (*Drosophila melanogaster*) est dite encore Mouche du vinaigre parce qu'elle est attirée par l'odeur d'acide acétique et les fruits fermentés. C'est une petite mouche (2 à 3 mm) très commune et facile à élever **3**. Son développement dure 10 à 12 jours (œuf → larve ou asticot → nymphe → adulte). Chaque couple donne 200 à 300 œufs et il peut y avoir 30 générations par an ! Parmi des milliers de mouches normales apparaissent, de temps à autre, des *mutations*. Les *mutants*, soigneusement sélectionnés, donnent naissance à de nouvelles lignées. Vous aurez à comparer quelques mutants, provenant d'un élevage de laboratoire, à la forme sauvage normale.

¹ Prix Nobel de Biologie en 1933 pour ses recherches sur la *Drosophile*.



L'examen sera fait à la loupe binoculaire. Les mouches, endormies à l'éther, doivent être manipulées doucement avec un pinceau ; les ailes doivent être horizontales ; lorsqu'elles sont redressées ou tordues, la mouche est morte. Si la mouche se réveille, elle sera endormie à nouveau avec des vapeurs d'éther¹.

● Examen de la forme sauvage

Vous vous référerez à la figure 1 pour distinguer mâle et femelle. Résumez en quelques lignes les caractères distinctifs des deux sexes.

● Mutations

Vous en étudierez plusieurs. Chaque fois, comparez systématiquement le mutant à la forme sauvage. Faites un schéma de détail (échelle 20) du caractère muté (forme ou couleur des yeux, forme ou disposition de l'aile, couleur du corps, etc.) et un schéma à la même échelle du caractère normal.

Examinez aussi le reste du corps et notez vos remarques.

2 POULE ET COQ

Les cellules du Coq contiennent 16 paires de chromosomes. La Poule n'en possède que 15 paires plus un ! Le fait est exceptionnel. Le plus souvent, dans les autres espèces d'Oiseaux, le chromosome manquant de la Poule est représenté par un chromosome de petite taille. Il existe donc une paire de chromosomes assez particulière, les hétérochromosomes, appelés X (le grand) et Y (le petit, qui manque chez la Poule). Le Coq possède deux chromosomes X. Si l'on fait abstraction des autres chromosomes, le Coq a donc pour formule XX, et la Poule XO **4**. Les hétérochromosomes (dits encore gonosomes) sont figurés en noir.

1. Retourner sur les mouches un petit bocal dont le fond sera garni d'une éponge imbibée de quelques gouttes d'éther. Seules les vapeurs doivent agir. Le contact de l'éther tue les mouches.

a. Quelle sera la répartition des hétérochromosomes dans les gamètes produits par chaque sexe ?

b. Faites un tableau indiquant la répartition des chromosomes dans les différents types d'œufs possibles.

Quelles conclusions pouvez-vous tirer de cet exercice relativement :

a. au rôle possible des chromosomes dans la détermination du sexe ?

b. aux proportions relatives de mâles et de femelles à l'éclosion ?

3 HYBRIDES DE VOLAILLES

Les éleveurs de volailles ont intérêt à pouvoir distinguer le sexe des poussins (sexage). Ce n'est pas facile, en général, poussins mâles et poussins femelles d'une même race ayant le même aspect. C'est possible, néanmoins, lorsqu'on réalise certains croisements.

Il existe chez les volailles noires un type de coloration dit « barré » (rayures blanches sur le fond noir) qui est dominant. Le caractère barré se manifeste très tôt chez les poussins.

Le croisement Poule barrée x Coq noir donne en F₁ :

50 % de poules noires
+ 50 % de coqs barrés
et en F₂ :

25 % de poules noires
+ 25 % de poules barrées
+ 25 % de coqs noirs
+ 25 % de coqs barrés.

Cette exception apparente à la 1^{re} loi de Mendel est expliquée par la situation de ces gènes de coloration sur un certain chromosome. Essayez de trouver quel est ce chromosome ; justifiez votre réponse.

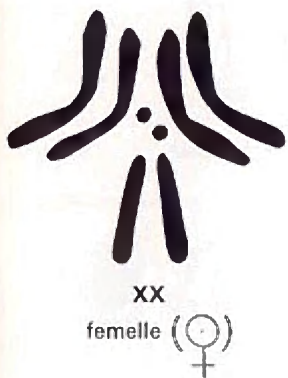
1 INTRODUCTION ^{gènes}

Le fait que les facteurs héréditaires sont forcément transmis par les gamètes et sont réunis dans l'œuf, qu'ils existent dans les méristèmes des bourgeons ou des boutures, prouve que l'hérédité est le fait de la cellule (non du sang ou de la sève, comme l'ont d'ailleurs aussi prouvé les multiples transfusions). La constatation que le gamète mâle, réduit presque à son noyau, intervient à égalité avec le gamète femelle dans l'apport héréditaire (et peut assurer sa dominance pour tel caractère) fait penser que le noyau est une pièce essentielle du potentiel héréditaire.

Rappelons que les gamètes se forment avec réduction chromatique (page 198), ce qui signifie que chacun d'eux ne reçoit qu'un chromosome de chaque couple existant dans la cellule-mère. Il est logique de faire un rapprochement entre la disjonction des caractères allèles (démontrée expérimentalement par Mendel) et la disjonction des couples de chromosomes (visible au microscope). On peut alors penser que deux états alléomorphes d'un même gène sont portés par les deux chromosomes d'un même couple.

L'attribution d'une telle importance donnée aux chromosomes tire aussi sa raison d'être de la quasi constance de leur nombre dans chaque espèce et de nombreux autres faits constatés par les généticiens et les cytologistes. Nous en étudierons quelques exemples dans ce chapitre.

Nous verrons (page 279) comment il a été possible de connaître le lieu exact (le *locus*) où se situe un gène (facteur héréditaire) sur un chromosome. Les *allèles* sont des facteurs capables de se remplacer au même locus. Un même gène A peut avoir un grand nombre d'allèles a, a', a'', a''', etc.



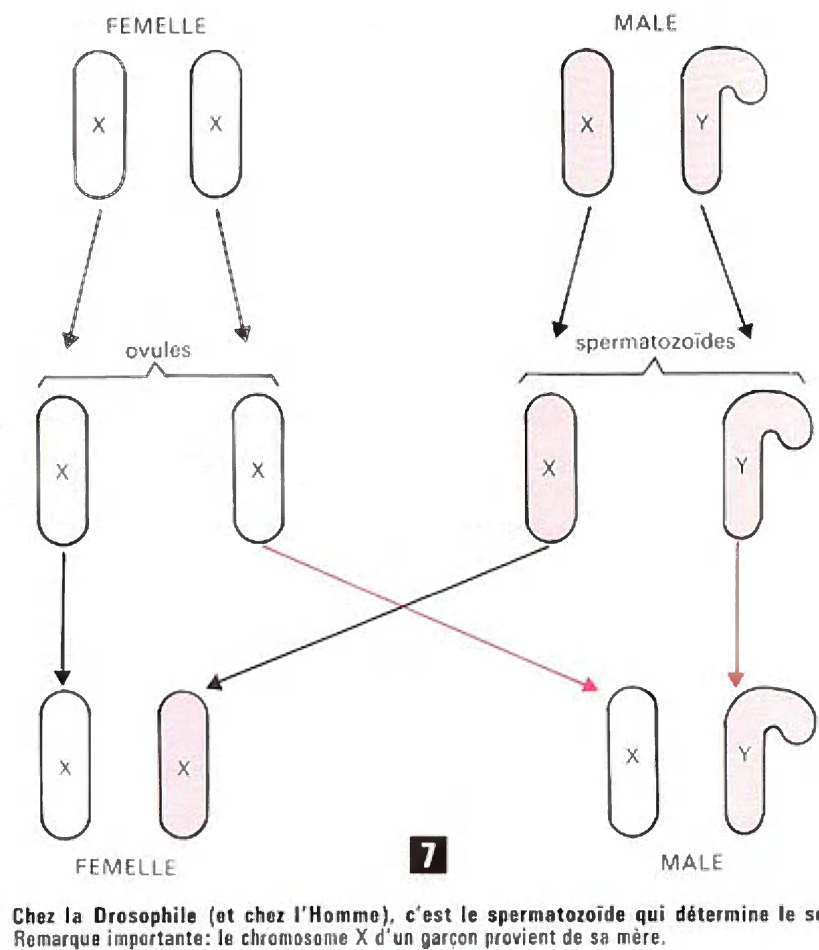
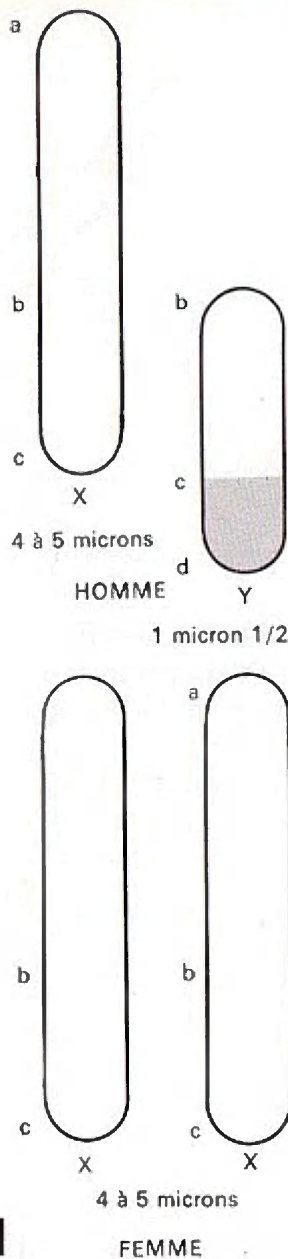
5 Chromosomes de *Drosophile*.

2 CHROMOSOMES ET DÉTERMINATION DU SEXE

Chez le mâle de *Drosophile*, l'une des quatre paires de chromosomes **5** comporte un chromosome en forme de bâtonnet (le chromosome X) et un chromosome en forme de crochet (le chromosome Y). La même paire, chez la femelle, est constituée par deux chromosomes X. Ainsi la femelle donne des ovules semblables entre eux, tandis que le mâle donne deux sortes de spermatozoïdes, 50% portant le chromosome X, 50% portant le chromosome Y; il en est de même chez tous les Mammifères, dont l'Homme **6**. C'est le contraire chez les Oiseaux, les Reptiles et les Papillons; nous venons d'étudier le cas de la Poule.

Au cours de la fécondation chez la *Drosophile*, c'est donc le spermatozoïde qui détermine le sexe **7** et l'on obtient un nombre sensiblement égal de mâles et de femelles. Nous retrouvons ici les proportions caractéristiques du croisement de retour.

Les chromosomes X et Y sont appelés **hétérochromosomes** par opposition aux autres chromosomes (dits **autosomes**). Il ne faut pas croire d'ailleurs que le chromosome Y porte un gène déterminant le sexe mâle : il existe des femelles XXY. *Le sexe est génétiquement déterminé par le nombre de chromosomes X* dont l'influence peut être contrebalancée par les autosomes. La détermination définitive du sexe est un phénomène complexe dans lequel les hormones, en particulier, jouent un rôle. Le chromosome Y est généralement plus petit que le chromosome X; il est parfois absent; la formule des chromosomes sexuels est alors X0 (chez la Poule, par ex).



3 HÉRÉDITÉ LIÉE AU SEXE («sex-linked»)

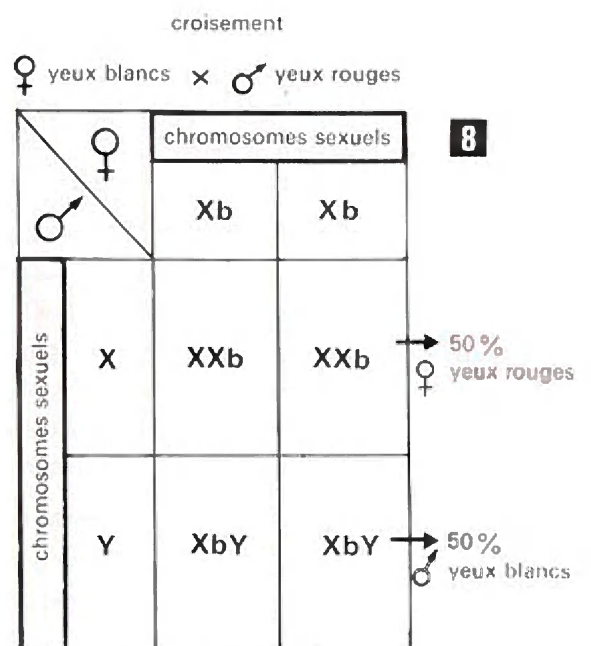
• Exemple chez la *Drosophile*

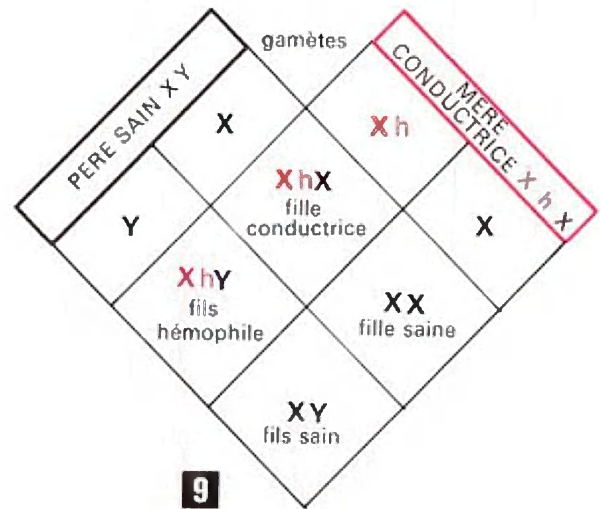
On préfère dire, aujourd'hui, « *hérédité liée au chromosome sexuel* » plutôt qu'« *hérédité liée au sexe* ». Étudions la transmission du caractère récessif *yeux blancs* 8. Les hybrides de première génération obtenus par croisement avec des mouches normales devraient tous avoir les yeux rouges (ce qui est la couleur normale). Ceci se vérifie pour le croisement :

mâle à yeux blancs × femelle à yeux rouges ;
mais le croisement inverse :

femelle à yeux blancs × mâle à yeux rouges,
donne un résultat inattendu :

50 % de femelles aux yeux rouges
50 % de mâles aux yeux blancs.





Cette exception apparente à la première loi de Mendel s'explique fort bien si l'on admet, avec Morgan, que le gène « yeux blancs » est porté par le chromosome X que nous désignerons alors par Xb : les mâles, dont le chromosome X provient toujours de la mère, ont toujours les yeux de celle-ci.

Il y a donc *deux sortes de mâles* :

XY aux yeux rouges,

XbY aux yeux blancs (Xb, quoique récessif, ne pouvant être dominé par Y).

et *trois sortes de femelles* :

XX et XXb aux yeux rouges,

XbXb aux yeux blancs.

● Hémophilie

Sans les études réalisées chez la Drosophile et d'autres espèces animales, l'hérédité humaine serait encore aujourd'hui un mystère insondable.

L'hémophilie est une affection héréditaire caractérisée par une aptitude à faire spontanément ou à la suite de blessures insignifiantes (petit choc, extraction d'une dent) des hémorragies graves, souvent incoercibles. L'incoagulabilité du sang est due à l'absence, dans le plasma, d'une globuline nécessaire à la coagulation. L'affection est transmise par certaines femmes et n'atteint que des fils : ceci s'explique en faisant intervenir le chromosome X.

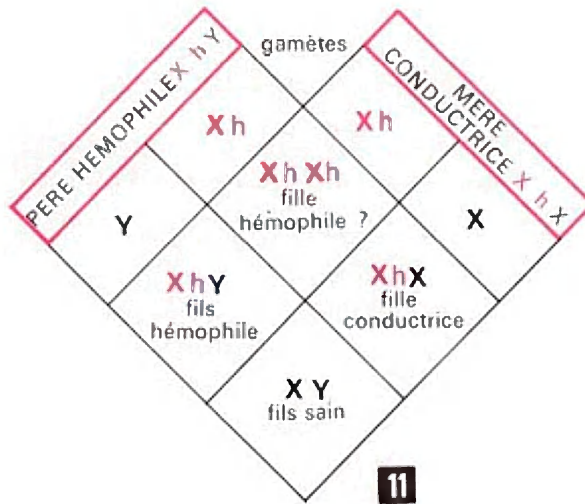
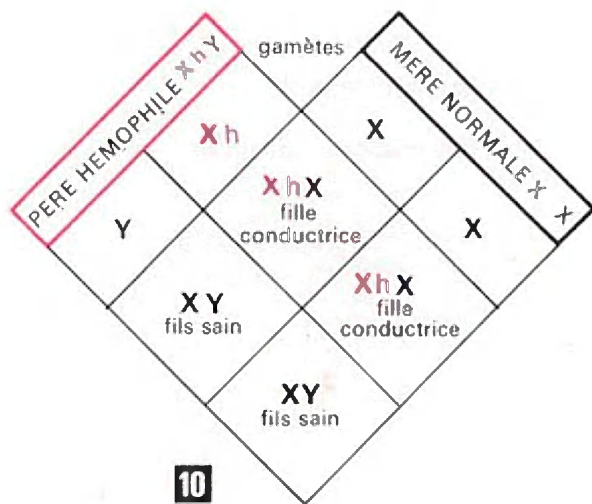
Les femmes qui transmettent ce facteur à leurs fils sont dites *vectrices* ou *conductrices*. Appelons Xh le chromosome porteur du gène responsable : une mère conductrice est hétérozygote (XhX) et produit, en quantités identiques, deux types d'ovules Xh et X. Le caractère hémophilie étant récessif, elle est phénotypiquement saine. Considérons les cas suivants :

a. Mariage d'une femme « conductrice » avec un homme sain

A la fécondation, pourront se former quatre type d'œufs **9** . Ces œufs qui, d'après la loi des grands nombres, seront en proportions égales, donneront une fille conductrice sur deux, un garçon hémophile sur deux. Dans tous les cas, l'affection est héritée de la mère « conductrice ». Les proportions données sont théoriques : le genre humain n'est pas assez prolifique pour que la loi des grands nombres puisse facilement se révéler !

b. Mariage d'une femme normale avec un homme hémophile

Les possibilités de descendance sont celles qu'indique la figure **10** : toutes les filles conductrices et d'apparence normale; tous les garçons sains. Le père ne transmet donc jamais sa tare à son fils.



c. Mariage d'une femme conductrice et d'un homme hémophile

Dans ce cas rarissime, les possibilités sont **11** : 25 % de chacune des quatre catégories : filles hémophiles, filles conductrices, garçons hémophiles, garçons sains.

On ne connaît pas de cas typiques d'hémophilie chez la femme, les hormones féminines exerçant peut-être un effet correcteur sur l'hémophilie.

● Daltonisme ¹

Le daltonisme est aussi une affection héréditaire liée au chromosome X. Comme celui de l'hémophilie, le gène responsable est récessif. Son mode de transmission est donc analogue à celui de l'hémophilie; cependant, il peut exister des femmes daltoniennes provenant du mariage d'une femme « conductrice » avec un daltonien.

4 BLOCS HÉRÉDITAIRES ET NOMBRE DE CHROMOSOMES

La liaison entre facteurs a été abondamment rencontrée par Morgan chez la *Drosophile*. Vous en avez étudié un exemple, page 269. On a ainsi mis en évidence des groupes de facteurs liés que l'on suppose portés par un même chromosome. Chaque groupe constitue un *bloc héréditaire*. Morgan a pu étudier chez l'espèce *Drosophila melanogaster* plus de 400 mutations qui se groupent en quatre blocs distincts : un bloc comprenant une centaine de caractères, deux groupes de 150 environ et un groupe de 7 seulement **12**. Or, cette *Drosophile* possède 4 paires de chromosomes et l'on peut penser que chaque chromosome porte un nombre de gènes proportionnel à sa longueur.

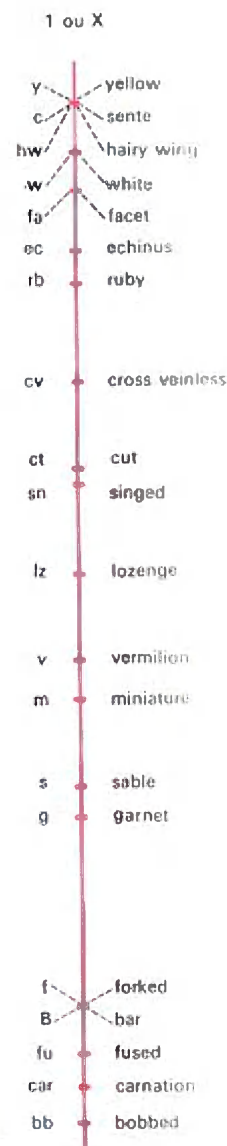
Chez *Drosophila obscura*, espèce possédant 5 paires de chromosomes, les 32 mutations étudiées se groupent en 5 blocs héréditaires. Chez *Drosophila viridis*, espèce à 6 paires de chromosomes, 36 mutations ont pu ainsi être étudiées : elles se groupent en 6 blocs.

1. Anomalie de la vision colorée (exercice 1 page 282).

Carte simplifiée de deux chromosomes de la *Drosophile* (*Drosophila melanogaster*) d'après Morgan, Bridges et Sturtevant, les gènes sont désignés par les noms anglais qui leur ont été donnés.



Chromosome punctiforme.



Chromosome X.

5 RÉPARTITION DES GÈNES SUR LES CHROMOSOMES

● Repérage des gènes sur les chromosomes géants des glandes salivaires des larves de *Drosophile* 13

Ces glandes (analogues à celles des larves de Chironome : page 181) contiennent des chromosomes 150 fois plus longs que ceux des gamètes. Chacun d'eux correspond, en réalité, à la coalescence des deux chromosomes d'une même paire. Ils présentent de nombreuses bandes transversales dont la forme, l'épaisseur et la distribution sont constantes dans une lignée donnée. Lors d'une mutation, il arrive que l'on puisse observer des changements dans la localisation et la forme de certaines de ces bandes. Ces modifications permettent de repérer l'emplacement du gène correspondant au caractère muté.

● « Crossing-over¹ » (ou « enjambement »)

Lorsqu'on suit, par de nombreux croisements, la transmission des caractères liés entre eux, on observe souvent, chez la femelle de *Drosophile*, un certain pourcentage d'exceptions à cette liaison. (La liaison des caractères d'un même bloc est, au contraire, absolue chez le mâle sans que l'on sache expliquer cette différence dans le comportement des chromosomes chez le mâle et chez la femelle².)

Ces exceptions pouvaient faire douter de la valeur de la conception chromosomique de l'hérédité. Mais Morgan fit une remarque importante qui leva ses doutes et lui permit même de localiser les gènes sur les chromosomes : si l'on examine deux à deux les caractères d'un même bloc, les exceptions se présentent selon des pourcentages caractéristiques, plus ou moins grands selon les caractères examinés.

Ainsi, en croisant une femelle (GnLv) avec un mâle (nnvv), on n'obtient plus 50 % (comme dans le croisement inverse étudié page 272), mais 41,5 % de descendants (GL) et 41,5 % de descendants (nv); 17 % des descendants font exception, dont la moitié (8,5 %) à corps noir et ailes longues (nL) et 8,5 % à corps gris et ailes vestigiales. La mère hybride (GnLv) a donc formé 17 % d'ovules où les caractères habituellement liés (GL) et (nv) se sont séparés pour se recombiner en (Gv) et (Ln) 14.

Comment des facteurs (G et L, n et v) localisés sur un même chromosome peuvent-ils redevenir indépendants?

Morgan admit qu'au moment de la méiose, les chromosomes d'une paire, accolés l'un à l'autre, s'entrecroisent avant de se séparer (enjambement ou crossing-over¹) et, se coupant au point de contact, échangent leurs extrémités 15. Il en résulte deux chromosomes mixtes qui se séparent pour passer chacun dans un gamète.

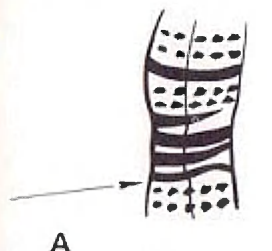
L'enjambement pouvant se faire au hasard en divers points des chromosomes, les chances de séparer deux gènes par ce procédé sont d'autant plus grandes que ces deux gènes sont éloignés l'un de l'autre : G et L par exemple seront plus souvent séparés que G et a. En établissant pour différents couples de facteurs habituellement liés les pourcentages de recombinaisons constatés au cours des croisements on a pu, chez la *Drosophile*, déduire leur distance relative et établir, pour les blocs héréditaires, une véritable carte chromosomique localisant les gènes connus.

Cette audacieuse et géniale hypothèse a pu être confirmée, dans certains cas, par l'observation des bandes des chromosomes appartenant aux glandes salivaires.

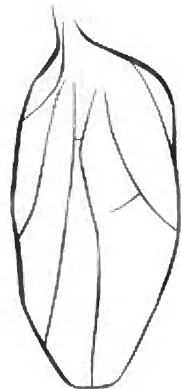
1. Crossing-over, de l'anglais *crossing*, croisement et *over*, au-dessus.

2. Ceci explique l'absence de recombinaison dans le croisement de retour étudié page 272 (exercice n° 4).

Aile normale : portion du chromosome double correspondant.



A



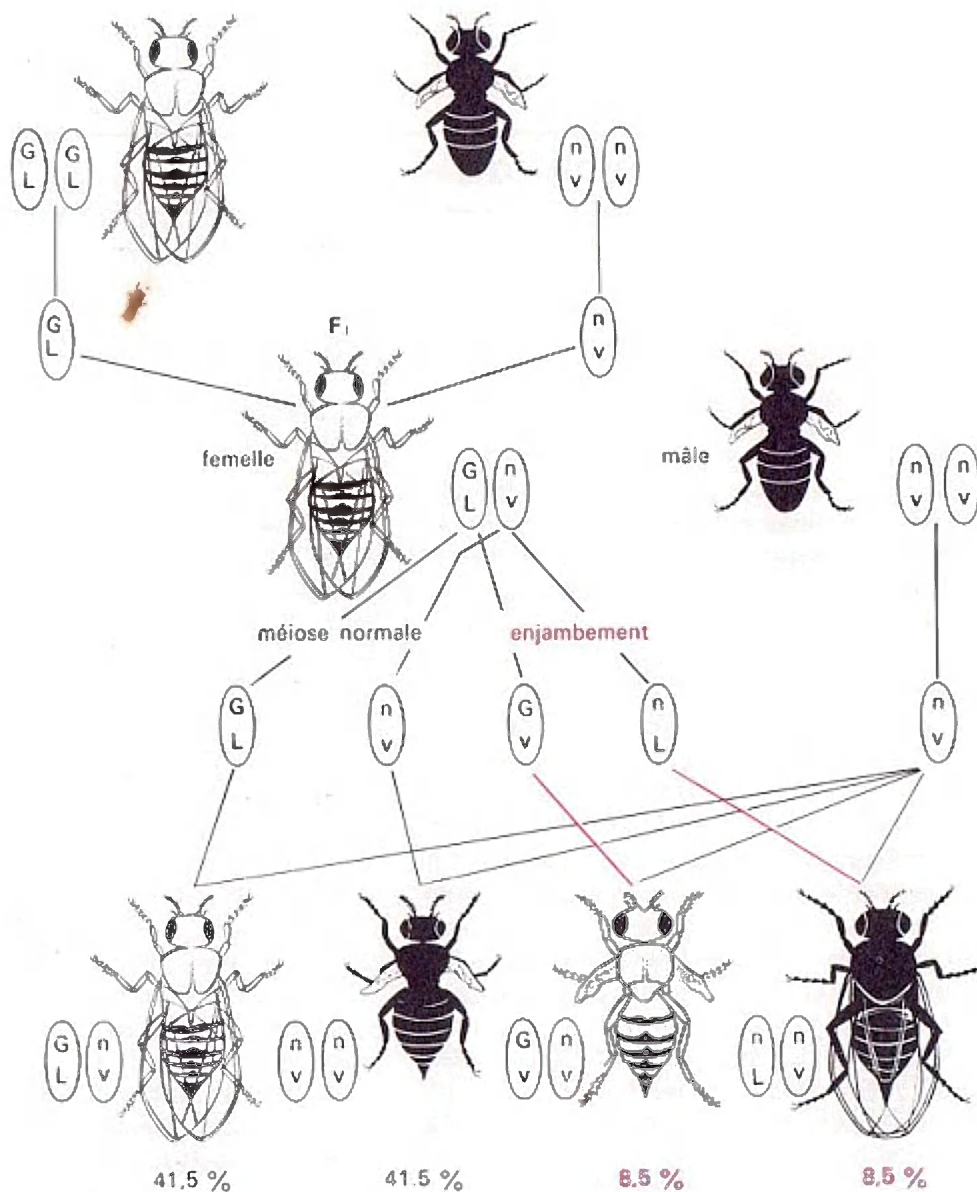
13



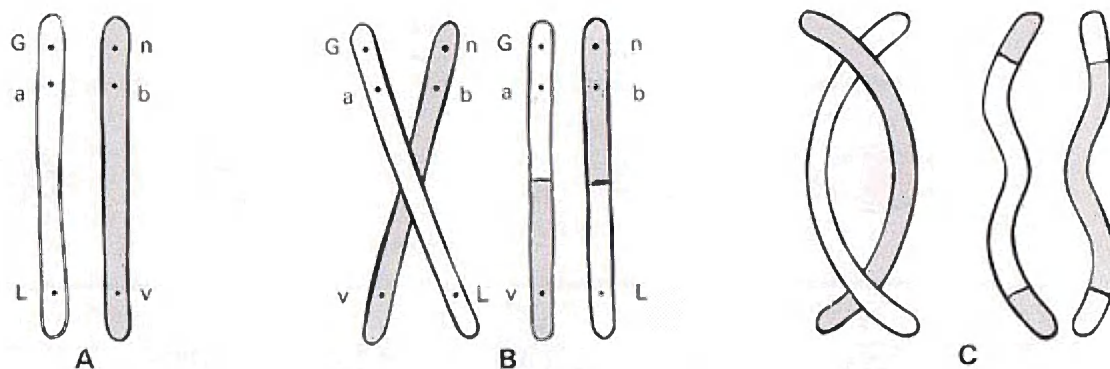
B



Aile anormale :
déficience dans l'un des deux
chromosomes accolés.



14 Croisement de retour d'une *Drosophile* hybride femelle avec un mâle de type récessif (d'après Morgan).



15 Schéma très simplifié de l'appariement normal (A) et de l'enjambement (crossing-over) simple (B) ou double (C) des chromosomes d'une même paire lors de la méiose.

Exercices d'application

Exercice n° 1

Un certain J. Scott écrivait en 1777 :

« Je ne distingue aucun vert au monde ; un rose et un bleu pâle sont identiques à mes yeux et je ne les reconnais pas l'un de l'autre. Un rouge ou un vert foncé me paraissent semblables et je les ai souvent trouvés parfaitement assortis. Je distingue bien les jaunes, qu'ils soient clairs, foncés ou moyens et toutes les nuances du bleu sauf le bleu ciel.

Il s'agit d'un défaut de famille. Mon père éprouve exactement le même inconvénient. Ma mère et une de mes sœurs distinguaient parfaitement les couleurs ; mon autre sœur Cécile et moi-même avons l'anomalie. Cette dernière sœur a deux fils, tous les deux atteints, mais elle a une fille qui est tout à fait normale. J'ai un fils et une fille qui reconnaissent toutes les couleurs sans exception, comme le faisait leur mère. Le propre frère de ma mère avait le même trouble que moi, tandis que ma mère, ainsi que je l'ai dit plus haut, reconnaissait bien les couleurs. » (D'après L. S. Penrose, *Introduction à la génétique humaine*.)

a. Établissez l'arbre généalogique de la famille en marquant en noir les individus atteints de daltonisme.

b. Indiquez les génotypes de la mère de Scott et de Cécile.

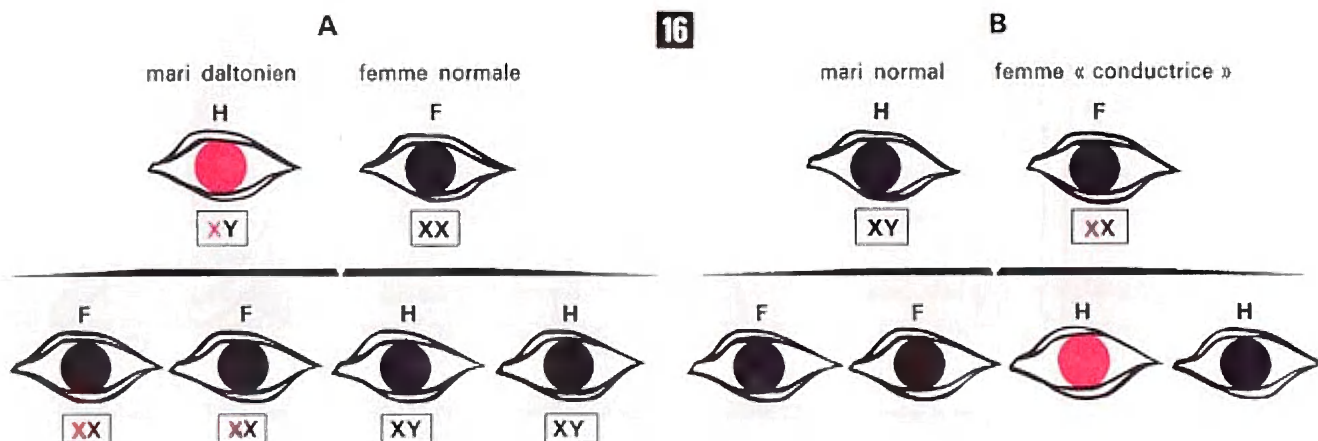
c. Faites un tableau permettant d'expliquer les génotypes et les phénotypes des enfants de Scott.

Exercice n° 2. Transmission du daltonisme.

La figure 16 A représente les différents types d'enfants (du point de vue de l'anomalie étudiée) qui peuvent naître du mariage d'un daltonien avec une femme normale ; la figure 16 B ceux qui peuvent naître du mariage d'une femme, conductrice pour cette anomalie, avec un homme normal. La couleur rouge représente une vision colorée normale ; le noir un individu, ou un gène, daltonien (F = femme ; H = homme).

Décalez la figure et complétez-la en indiquant les génotypes manquants.

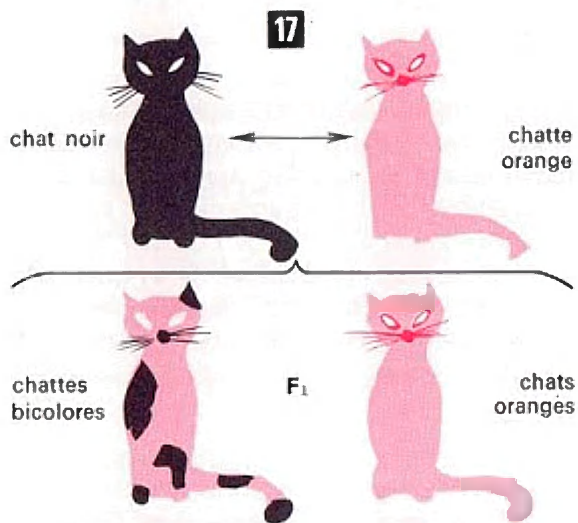
Faites une figure comparable correspondant au mariage d'un daltonien avec une femme « conductrice ».



Exercice n° 3 17

Le croisement de deux chats, l'un noir et l'autre orange, engendre toujours des chattes bicolores (ou tricolores par intervention d'une panachure blanche), les mâles étant de la couleur de la mère.

Trouvez le génotype de chacun des animaux figurés.



Exercice n° 4

L'étude des hybrides du Maïs a montré qu'il existe dans cette espèce 10 blocs de caractères correspondant aux 10 paires de chromosomes de cette plante.

a. On a croisé entre elles 2 lignées pures de Maïs, l'une à grains colorés et lisses, l'autre à grains incolores et ridés. Tous les grains obtenus en F₁ sont colorés et lisses. Dites quels sont les caractères dominants, les caractères récessifs. Désignez les gènes correspondants par des symboles.

b. On pratique des croisements de retour entre la génération F₁ et la lignée à grains incolores et ridés. Recherchez, en établissant le tableau correspondant, quels seraient les phénotypes obtenus et leurs proportions respectives si les gènes des parents étaient indépendants. Faites le même travail en supposant ces gènes liés entre eux.

c. Le croisement de retour donne : 4 032 grains colorés lisses, 4 035 grains incolores ridés, 149 grains colorés ridés, 152 grains incolores lisses.

Comment pouvez-vous expliquer ce résultat ? Illustrez vos explications.

Exercice n° 5

On a obtenu une génération F₁ de Maïs en partant de 2 lignées pures différant par 3 caractères : une lignée à grains colorés, ridés, riches en amidon et une lignée à grains incolores, lisses, riches en dextrine.

Ces hybrides F₁ sont croisés à leur tour avec une lignée pure à grains incolores, ridés et riches en dextrine. On obtient un mélange de grains où l'on peut décompter :

colorés, ridés, riches en amidon 2 538 ;
incolores, lisses, riches en dextrine 2 708 ;
colorés, lisses, dextrine 116 ;
incolores, ridés, amidon 113 ;
colorés, ridés, dextrine 601 ;
incolores, lisses, amidon 626 ;
colorés, lisses, amidon 4 ;
incolores, ridés, dextrine 2.

Que pouvez-vous dire sur la place relative des 3 paires de gènes portés par ces grains ? Illustrez vos explications.

Exercice n° 6

La coloration de la peau chez l'Homme dépend d'au moins trois paires de gènes appartenant à 3 paires de chromosomes différents. Un noir (tout à fait noir) porte ainsi trois paires de gènes de noirceur que nous appellerons (N¹ N¹), (N² N²) et (N³ N³). S'il s'unit à une blanche, laquelle porte 3 paires de gènes de blancheur (B¹ B¹), (B² B²) et (B³ B³), leurs enfants porteront dans leurs chromosomes 3 paires indépendantes d'allèles (N¹ B¹), (N² B²) et (N³ B³). Ils auront la peau « café au lait » car les gènes de noirceur coopèrent avec les gènes de blancheur pour produire la couleur de la peau.

a. Cherchez et figurez les différents types de combinaisons chromosomiques possibles (en ce qui concerne la couleur de la peau) dans les gamètes de ces mulâtres.

b. Construisez le tableau à double entrée démontrant les différentes combinaisons de gènes pouvant naître de l'union de deux mulâtres. Que pouvez-vous en conclure au sujet des phénotypes de leur descendance ? (D'après Jean Rostand, *L'Homme*.)

22. Les étapes récentes de la génétique

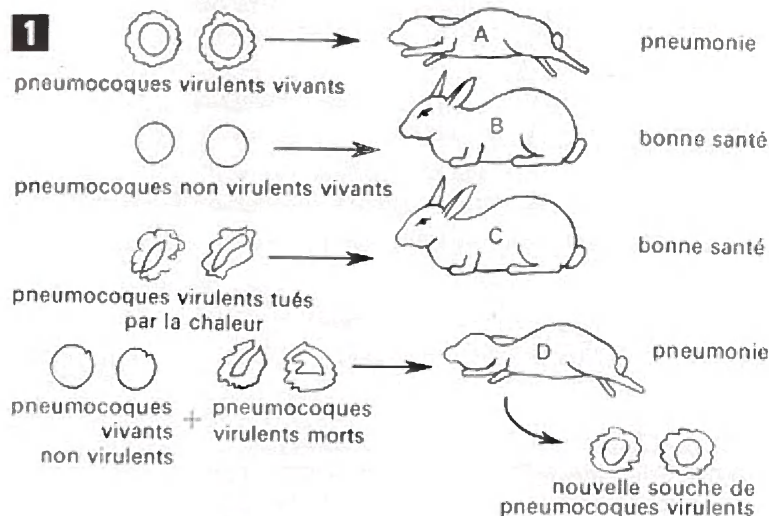
Le présent chapitre apportera des précisions sur la nature des gènes et sur le mécanisme de leur action. L'importance des données acquises par les travaux récents est soulignée par le fait que huit Prix Nobel ont été attribués pour de telles recherches¹ (page 285).

EXERCICES

Ces exercices doivent être faits, dans l'ordre indiqué, avant lecture du chapitre. Ils nécessitent cependant une nouvelle lecture des pages relatives aux ADN et aux ARN (pages 168 à 171).

Exercice n° 1

On a placé dans un milieu nutritif suffisamment abondant un individu unique de Colibacille¹. La culture est pure de tout autre être vivant. Sachant que les Bactéries se multiplient par division et qu'une division se produit toutes les 20 minutes lorsque le Colibacille se trouve à 37° (condition de l'expérience), dites combien on aura de Colibacilles le lendemain matin à 9 h si l'ensemencement a été fait à 18 h. (Vous utiliserez une table de logarithmes.) Comparez cette vitesse de multiplication à celle de la *Drosophila*.



Exercice n° 2

Les Bactéries peuvent être colorées dans leur totalité par certains colorants nucléaires. Si l'on fait agir le colorant après action de la ribonucléase, seule la partie centrale du corps bactérien reste colorée. Si l'on fait agir ensuite la désoxyribonucléase, le « corps central » qui avait été mis en évidence disparaît à son tour (d'après A. Boivin). Quelle interprétation pouvez-vous donner de ces faits ?

Exercice n° 3

Les Pneumocoques sont des Bactéries responsables de la pneumonie. Les Pneumocoques virulents sont pourvus d'une enveloppe rugueuse de polysaccharides (glucides macromoléculaires) qui les protège contre les globules blancs (colonies rugueuses). Dans les cultures pures peuvent apparaître des mutants non virulents, dépourvus d'enveloppe de polysaccharides (colonies lisses).

La figure 1 résume une expérience faite sur des lapins.

Des lapins D on retire uniquement des pneumocoques virulents à enveloppe de polysaccharides. Si l'on broie des pneumocoques virulents, on peut séparer et purifier certains de leurs constituants : polysaccharides, protéines, ADN. En mélangeant cet ADN purifié à une culture de pneumocoques lisses, on voit apparaître dans leur descendance des pneumocoques rugueux virulents pouvant donner des cultures pures de pneumocoques rugueux virulents. Les polysaccharides, les protéines de pneumocoques virulents ne modifient pas les formes lisses.

Commentez ces expériences.

1. Le Colibacille est le plus souvent désigné aujourd'hui par son nom d'*Escherichia coli*.

1 LES DIFFÉRENTS TYPES DE MUTATIONS

Les facteurs héréditaires, ou gènes, peuvent être modifiés; ils donnent alors une variation héréditaire ou mutation. Autrement dit, chaque mutation correspond à une modification du génotype.

Elle peut être engendrée par la transformation d'un seul gène (*mutation génique*) ou celle d'une partie importante d'un chromosome **2** (*mutation chromosomique*). Elle peut être due à la présence d'un ou plusieurs chromosomes supplémentaires : les sujets atteints de « mongolisme » par exemple, dont l'âge mental ne dépasse pas 6 à 7 ans (aspect trapu, œil bridé, face aplatie), possèdent 47 chromosomes au lieu de 46. Il y a eu, semble-t-il, lors de la méiose, maintien de deux chromosomes d'une même paire dans l'ovule. La polyploïdie correspond à la multiplication du nombre de chromosomes : $3n$, $4n$, $6n$, etc., au lieu de $2n$. La polyploïdie serait à l'origine de la moitié des plantes cultivées.

Découvert par de Vries au début de ce siècle, le phénomène de mutation a d'abord été considéré comme un phénomène très rare. On ne tenait pas compte des variations inapparentes. Vous savez (page 276) que tout gène est capable d'exister sous plusieurs états (les *allèles*) et présente un certain taux de mutations dans les conditions normales.

2 MULLER ET LES MUTATIONS EXPÉRIMENTALES

MULLER ne fut pas le premier à essayer d'augmenter le taux de mutations par les rayons X. Bien des essais avaient été faits avant ses expériences, avec les rayons X et d'autres agents qui se montrèrent par la suite aussi efficaces. Mais, avant lui, personne n'avait cherché à mettre au point de bonnes techniques pour déceler ces mutations. Or la plupart sont récessives et, de ce fait, inapparentes lorsqu'on étudie des êtres diploïdes. Élève de Morgan, Muller eut l'idée d'étudier les caractères liés au chromosome X chez la *Drosophile* (1927-1928). Chez les mâles, le caractère récessif ne peut être masqué par le gène dominant. Sous l'action des rayons X, le taux de mutation passe de 2‰ (mutation normale) à 100‰ et même 150‰ selon la dose utilisée : une mouche sur dix, et même une mouche sur sept, peut donc, dans ces conditions, porter une mutation! Ces mutations sont variables d'une mouche à l'autre (on ne peut diriger la mutation), mais, le plus souvent, de même nature que les mutations naturelles.

Ces expériences, reprises par d'autres auteurs, ont montré la possibilité d'augmenter le taux de mutations chez tous les êtres vivants par action d'agents dits mutagènes (rayons X, rayons γ , ultraviolets, parmi les radiations; variations de température, substances chimiques...). Ces agents doivent agir pendant le développement de l'individu.

Les faits découverts par Muller n'ont pas seulement une importance scientifique. Ils montrent comment l'augmentation de la

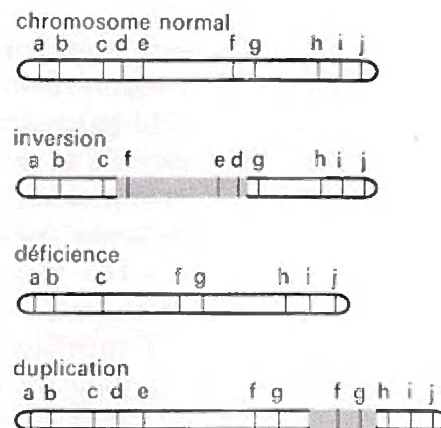
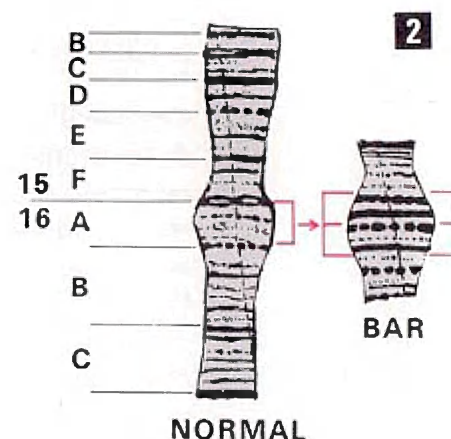


Schéma des principaux types de réarrangements chromosomiques.



Exemple de duplication visible dans les chromosomes géants en relation avec des mutations dans la forme de l'œil chez la *Drosophile*, correspondant à un dédoublement de la zone 16A. (voir fig. 2 p. 274).

PRIX NOBEL

- 1933 Th. H. Morgan. Rôle des chromosomes dans l'hérédité.
- 1946 H. J. Muller. Production de mutations sous l'influence des rayons X.
- 1957 Alexander Todd. Structure des acides nucléiques.
- 1958 G. Beadle, E. Tatum, J. Lederberg. Correspondance : « un gène : une enzyme ».
- 1959 Ochoa et Kurnberg. Synthèse d'ADN et d'ARN, in vitro, par polymérisation de nucléotides sous l'action d'enzymes extraites de Bactéries.
- 1962 Wilkins, Crick et Watson : Structure de la molécule d'ADN.
- 1965 Lwoff, Monod et Jacob. Découverte de l'ARN messager. Régulation génétique de la synthèse des enzymes.
- 1968 Nirenberg, Holley et Khorana : code génétique.

radioactivité du milieu terrestre due aux expériences atomiques pourrait amener l'augmentation des mutations morbides. Toutes les mutations, heureusement, ne sont pas morbides. C'est en sélectionnant les mutations favorables que l'Homme modifie et améliore les plantes cultivées, les animaux domestiques. L'action des agents mutagènes est devenue un procédé normal pour la *sélection créatrice*. Une mutation peut être nuisible ou n'apporter rien d'utile; mais, combinée avec d'autres mutations grâce à l'hybridation, elle peut au contraire avoir des effets améliorants.

L'expérimentateur possède donc un moyen d'augmenter le nombre des mutants. En un temps relativement bref, et surtout s'il agit sur un être haploïde comme les Bactéries ou un être dont la plus grande partie du cycle se passe à l'état haploïde (moisissures), il pourra disposer de toute une gamme de mutants parmi lesquels il pourra choisir. De telles facilités ont permis l'étude détaillée des gènes.

3 GÈNES ET ENZYMES

Comment un gène, unité chimique, peut-il déterminer la forme lisse ou ridée d'une graine? Les graines du Pois sont ridées par suite d'une plus grande richesse en sucre que le Pois lisse, lui-même plus riche en amidon. C'est donc la plus ou moins grande activité d'une enzyme commandant la transformation du sucre en amidon qui détermine ici la forme de la graine. On pense que chaque gène agit par l'intermédiaire d'une enzyme.

Un intermédiaire chimique entre gène et caractère a pu être décelé chez la *Drosophile*: la race « vermillon » est incapable de produire certaines substances nécessaires à la coloration normale de l'œil; si l'on injecte de la lymphe de pupes normales à des pupes de type vermillon, celles-ci produisent des mouches normales¹. De même, si l'on transplante une ébauche d'œil de type vermillon dans une larve du type normal, cette ébauche produira un œil normal, c'est-à-dire rouge.

Une étude plus précise de ces problèmes n'a pu être menée à bien que sur des êtres vivants possédant une très grande vitesse de multiplication, tels les microbes, Bactéries et moisissures dont les clones donnent naissance à des mutants que l'on sélectionne soigneusement. Le phénomène de mutation semble moins exceptionnel chez ces microbes que chez les êtres complexes (Mouches, Mammifères, etc.) bien que le taux de mutation soit, en réalité, à peu près le même chez tous les êtres vivants et de l'ordre de 10^{-8} par génération cellulaire pour un gène donné. Il est, en réalité, seulement plus facile à mettre en évidence chez les êtres unicellulaires, les cellules d'un Métazoaire échappant le plus souvent à l'expérimentation. Chez l'Homme, par exemple, une petite déficience dans la capacité d'utiliser un métabolite passera inaperçue pour les quelques cellules affectées parmi les mille milliards de nos cellules dont bien peu se divisent. En étalant une colonie microbienne, issue d'une seule Bactérie, sur un milieu de composition connue, le généticien peut repérer, dans les heures qui suivent, les colonies aberrantes (issues chacune d'une cellule mutée). D'autre part, lors des phénomènes sexuels qui existent chez les moisissures et certaines Bactéries (page 233), des recombinaisons de gènes peuvent être obtenues.

1. « De tels résultats sont évidemment d'une haute importance, car ils témoignent que, dans certains cas tout au moins, des modifications de régimes peuvent compenser les effets d'un déséquilibre génétique. Par là, de vastes perspectives s'ouvrent à la médecine en ce qui concerne la correction de tares héréditaires dans l'espèce humaine. » (Jean Rostand).

Des expériences minutieuses menées sur certains champignons microscopiques ont permis de vérifier l'hypothèse : «un gène : une enzyme» (travaux de BEADLE et TATUM). Une certaine moisissure (*Neurospora*) peut être cultivée sur un milieu constitué seulement de sucre et de sels ammoniacaux. Certains mutants ne le peuvent pas; ils doivent recevoir en outre un acide aminé (l'arginine) dont la levure sauvage est capable de faire la synthèse par une suite de réactions catalysées chacune par une enzyme spécifique :

Sels ammoniacaux + sucre → composé n° 1 → composé n° 2 → composé n° 3 → composé n° 4 → arginine.

Il a pu être démontré que chaque mutant diffère de la forme sauvage par l'absence de l'une de ces enzymes; la mutation, en modifiant un gène, a rendu la synthèse de cette enzyme impossible.

4 ADN ET HÉRÉDITÉ

On sait aujourd'hui que tous les facteurs mutagènes altèrent la structure de l'ADN (mutations géniques) ou la position respective des molécule d'ADN (mutations chromosomiques). Par ailleurs, chaque fois que la structure ou la position relative des ADN est modifiée, des variations héréditaires se manifestent. La démonstration définitive du rôle fondamental joué par les ADN dans la transmission des caractères héréditaires fut faite vers 1944 par l'étude génétique des Pneumocoques (exercice n° 3, page 284). Ces molécules devinrent alors pour la Biologie un sujet de recherches aussi urgentes que difficiles. Il fallut préciser la structure de la molécule d'ADN (page 169) puis essayer de comprendre comment un gène, c'est-à-dire une certaine molécule d'ADN, intervient dans la réalisation d'un caractère donné.

Structure de l'ADN

Le schéma de la molécule d'ADN que vous avez trouvé page 169 résume, dans sa relative simplicité, une multitude de travaux. Il a fallu d'abord extraire l'ADN de tissus où le rapport nucléoplasmique est grand (laitance de poisson, thymus, virus, par ex.). Ensuite, toutes les techniques furent utilisées pour fragmenter ces grosses molécules et les décomposer en molécules plus simples que, par centrifugation, chromatographie, etc., on a pu isoler les unes des autres. Les proportions relatives des différents constituants furent également précisées. On sut que les proportions des quatre bases ne sont pas 1-1-1-1; ceci excluait une répartition régulière des quatre nucléotides possibles. Par contre, le nombre de molécules des bases A et G est toujours égal à celui des bases T et C ($A+G = T+C$) et, bien plus, le nombre d'adénines est le même que celui des thymines ($A = T$) tandis que le nombre de guanines est le même que celui de cytosines ($G = C$).

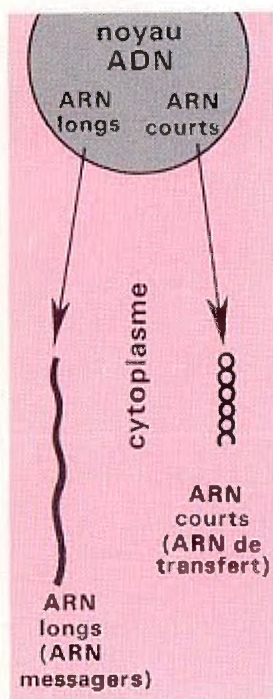
Il fallait trouver un schéma structural qui, tenant compte de ces analyses, puisse correspondre aux diagrammes fournis par l'étude de l'ADN aux rayons X (travaux de Wilkins)¹ tout en fournissant une explication aux deux propriétés caractéristiques de ces molécules géantes : leur capacité d'autoreproduction, leur rôle dans la synthèse des protéines. Le modèle établi par WATSON et CRICK (prix Nobel 1962) satisfait à toutes ces exigences.

1. En particulier, ces diagrammes montrent que les marches d'un escalier d'ADN ont toutes la même largeur ; les bases A et G étant plus longues que les bases T et C, l'égalité ne peut être réalisée que par l'association des premières avec les secondes.

Code génétique; synthèse des protéines

Comment l'ADN peut-il diriger la synthèse d'une enzyme, c'est-à-dire d'une protéine? Comparant ADN et protéines, les généticiens répondent en invoquant la notion de *code génétique*.

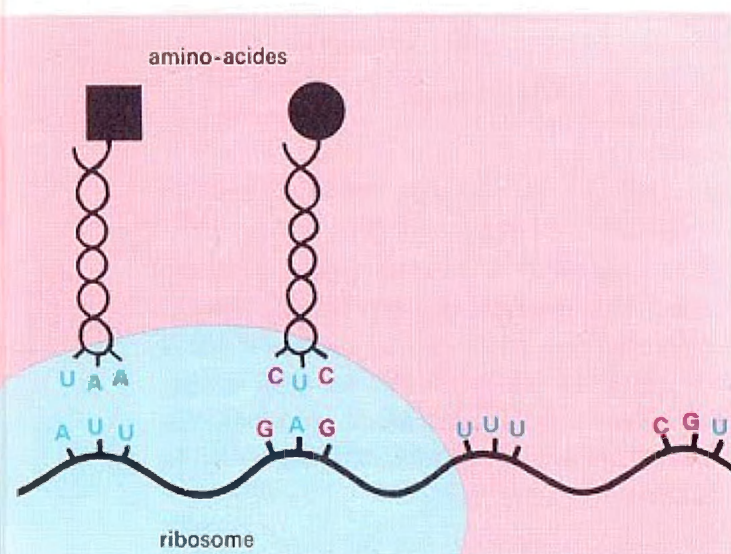
Un code est un langage secret permettant de transmettre aux initiés des informations confidentielles. Déchiffrer le code génétique, c'est trouver ce qui, dans une molécule d'ADN (caractérisée essentiellement par l'ordre de succession des quatre types de bases qu'elle renferme : page 169), permet d'effectuer la synthèse d'une molécule de protéine (caractérisée par la nature et l'ordre des acides aminés qui la constituent). Imaginons l'une de nos cellules : elle puise dans le sang les vingt types principaux d'acides aminés dont elle a besoin et qui proviennent de la digestion des aliments. Comment le noyau va-t-il envoyer dans le cytoplasme les informations nécessaires pour que ces acides aminés soient choisis et liés entre eux dans l'ordre requis afin d'édifier une certaine protéine? Voici, résumées, les conceptions actuelles des biologistes.



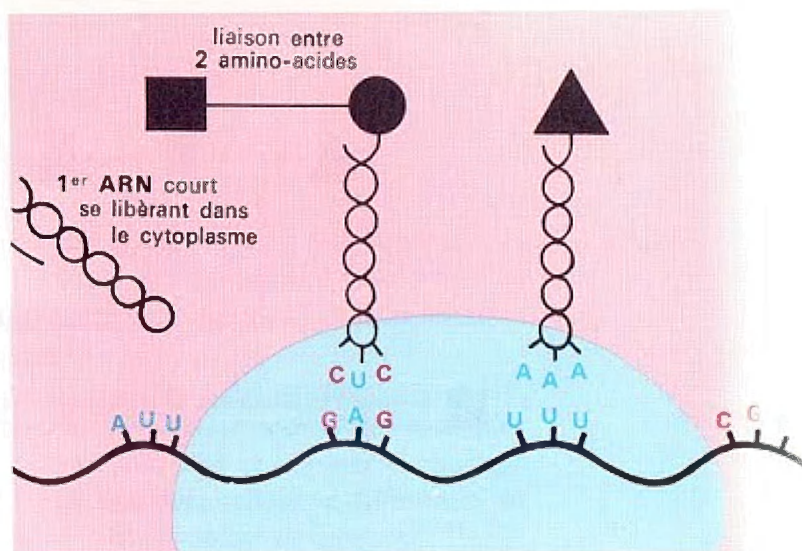
- L'ADN sert de matrice pour la formation d'ARN qui passent dans le cytoplasme. Pour cela, les deux chaînes d'un « escalier » d'ADN se « dégrafent ». A l'une des chaînes s'agrafent des nucléotides libres dans le noyau, synthétisés grâce aux enzymes des nucléoles. Tous ces nucléotides ont un ribose comme sucre ; certains d'entre eux présentent de l'uracile (il n'y a jamais de thymine), de telle sorte que ce sont des ARN qui se forment (voir page 169), leur naissance étant dirigée par des segments d'ADN servant de matrices.

Les ARN se libèrent puis émigrent dans le cytoplasme **3** ; la spirale d'ADN s'agrafe à nouveau.

- Deux types différents d'ARN interviennent dans la synthèse d'une protéine. On distingue des ARN longs à plusieurs milliers de nucléotides en une seule chaîne en spirale et des ARN courts comptant de 70 à 80 nucléotides en une chaîne hélicoïdale tordue en épingle à cheveux. Les ARN longs gagnent un ribosome. Chaque ARN court capte, suivant sa composition, un acide aminé déterminé, libre dans le cytoplasme **4** A, puis va s'agrafer par trois de ses bases consécutives (*triplet*) à un triplet d'ARN long, ceci à l'intérieur d'un ribosome. (Il y a toujours association des bases A et U d'une part, C et G d'autre part.) Le ribosome se déplace le long de l'ARN long **4** et **5** B de telle manière que les ARN courts, agissant comme des ouvriers le long d'une chaîne de montage, assurent la réalisation, pièce par pièce, d'un polypeptide qui s'allonge à partir du ribosome **5** B. Les ARN courts se libèrent dans le cytoplasme au fur et à mesure que la chaîne d'acides aminés s'accroît **4**. Cette chaîne (polypeptide) finit, elle aussi, par être libérée ; elle se transforme en molécule de protéine **5** B. Les ARN longs, par l'emplacement de leurs bases groupées en triplets, ont commandé la mise en place des ARN courts, c'est-à-dire, en définitive, des acides aminés.

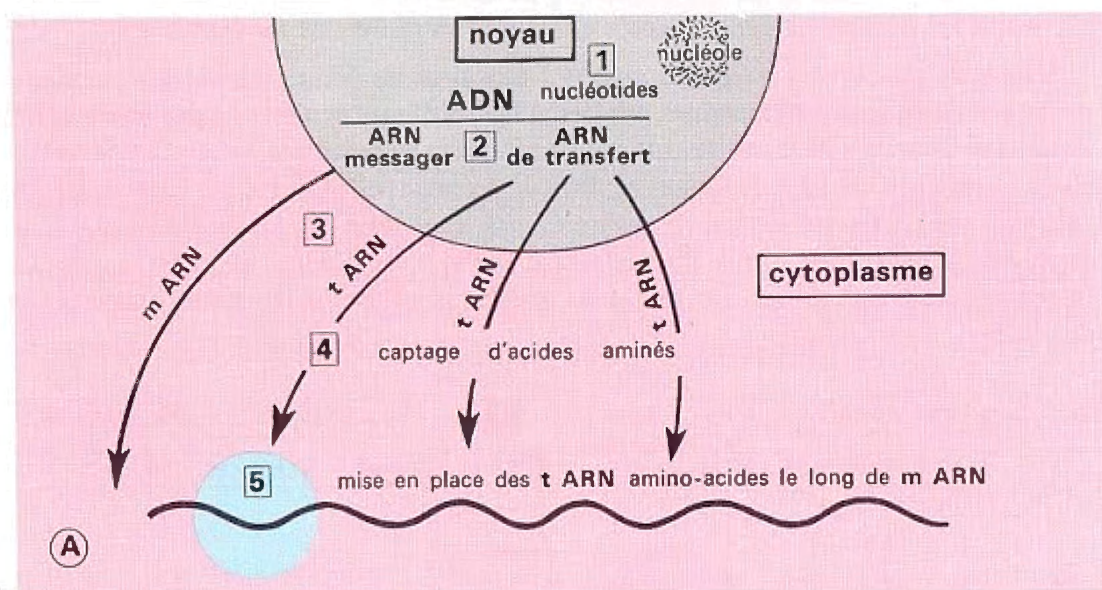
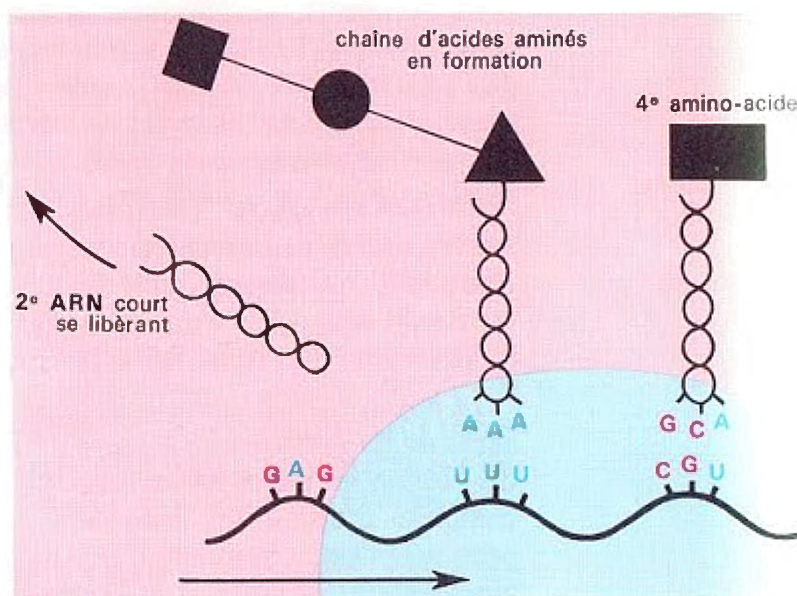


4 A

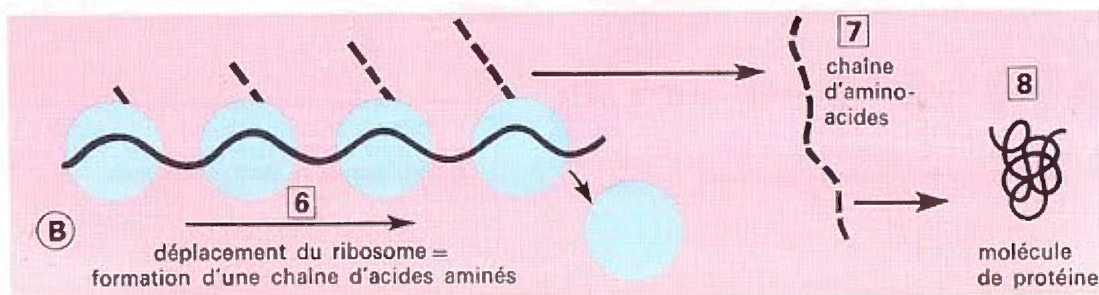


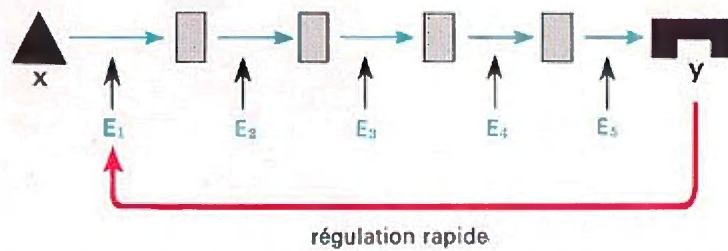
déplacement du ribosome

4 B
C



5





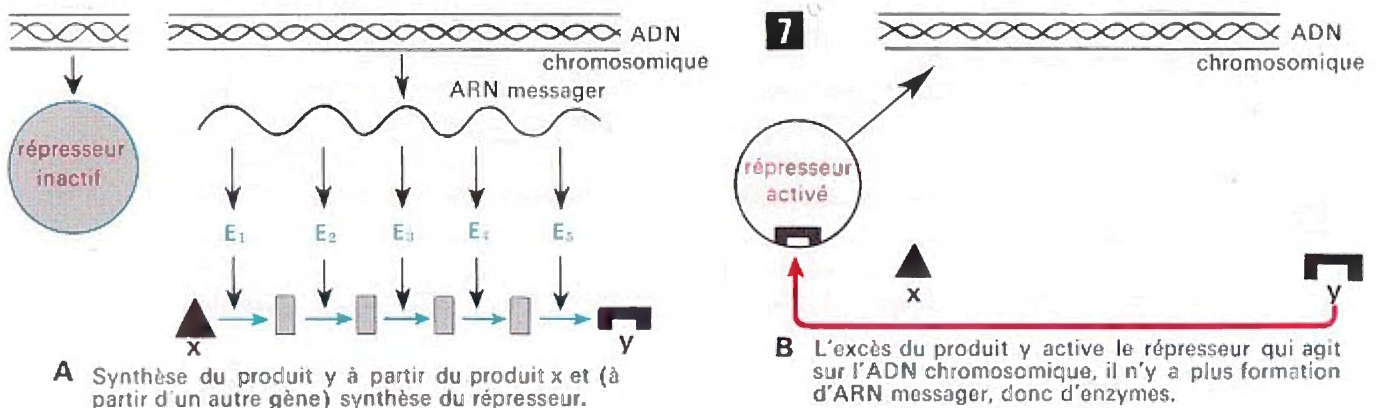
6 Schéma d'un mécanisme de régulation rapide qui arrête la synthèse de y (produits en excès) chez une Bactérie.

• On sait aujourd'hui quel triplet d'ARN long peut mettre en place, plus ou moins facilement, tel acide aminé. Disons, à titre d'exemple (qu'il n'est pas obligatoire de retenir), que l'arginine peut être mise en place par l'un des triplets d'ARN long CGU, CGC, CGA, CGG, les deux premiers triplets étant les plus actifs. Un véritable code, construit avec quatre bases azotées seulement, groupées en triplets, existe donc pour la mise en place de vingt acides aminés, *code universel*, le même pour tous les êtres vivants.

On peut dire que les ARN longs, dont les triplets dépendent des portions d'ADN sur lesquels ils se forment, portent au travers du cytoplasme, jusqu'au niveau des ribosomes, un message codé parti des chromosomes: on nomme *ARN messenger* (*m* ARN) tout ARN long **5** (page 289). On donne le nom d'*ARN de transfert* (*t* ARN) aux ARN courts qui captent et transportent les amino-acides **5** (page 289.)

Le noyau contient donc, sous forme d'ADN, toute l'*information* nécessaire pour effectuer les synthèses de protéines dont l'organisme aura besoin. De même que la disposition de pièces mécaniques simples détermine dans une machine une série complexe d'opérations ordonnées, la prodigieuse complexité d'un être vivant peut, selon cette conception, se ramener, en dernière analyse, à d'innombrables modifications de détail dans l'ordonnance des quatre bases le long des molécules d'ADN situées dans ses chromosomes. (Une cellule reproductrice humaine contient au moins un million de gènes formés chacun d'un millier de nucléotides.)

Une telle conception nous déconcerte : que tous les détails de notre structure et de nos facultés soient déterminés par des ADN différant seulement par des nuances dans la proportion de constituants identiques et la disposition de ceux-ci dans l'espace... voilà qui est bien étonnant et difficile à concevoir. Ceci n'est cependant pas une idée née de l'imagination de quelques-uns. Une telle conception repose sur des expériences contrôlées. On a pu, se basant sur elle, provoquer in vitro la synthèse de molécules protéiniques. On sait aussi que les synthèses ne sont pas exécutées en désordre.



5 ADN ET RÉGULATIONS CELLULAIRES

Comment y a-t-il synthèse de telle et telle protéines en fonction des besoins, des conditions de milieu ? Comment se produit l'arrêt de ces synthèses ? Ces questions se posent pour la production de toutes les substances cellulaires chez tous les êtres vivants, mono-cellulaires compris.

Par ailleurs, tout organisme dérive d'une cellule. Celle-ci détient dans son ADN nucléaire la totalité de l'information nécessaire à l'édification entière de l'individu. Cet ADN se transmet à toutes les cellules qui en dérivent et apporte à chacune d'elles ses possibilités totales. Comment expliquer que telle cellule se différencie en fibre musculaire, telle autre en cellule glandulaire ? On est obligé de concevoir l'existence de régulations de la vie de chaque cellule qui déclenchent ou mettent en sommeil certaines des multiples possibilités d'action des segments chromosomiques d'ADN.

Les mécanismes de régulation de la vie cellulaire sont encore mal connus. Cependant, le Prix Nobel de Physiologie et Médecine fut décerné en 1965 à trois savants de l'Institut Pasteur de Paris, JACOB, LWOFF et MONOD, pour leur contribution à l'élucidation des mécanismes régulateurs de la synthèse des protéines dans les Bactéries (et pour leur conception de l'ARN messenger). Voici, résumées, quelques hypothèses se rapportant à cette régulation.

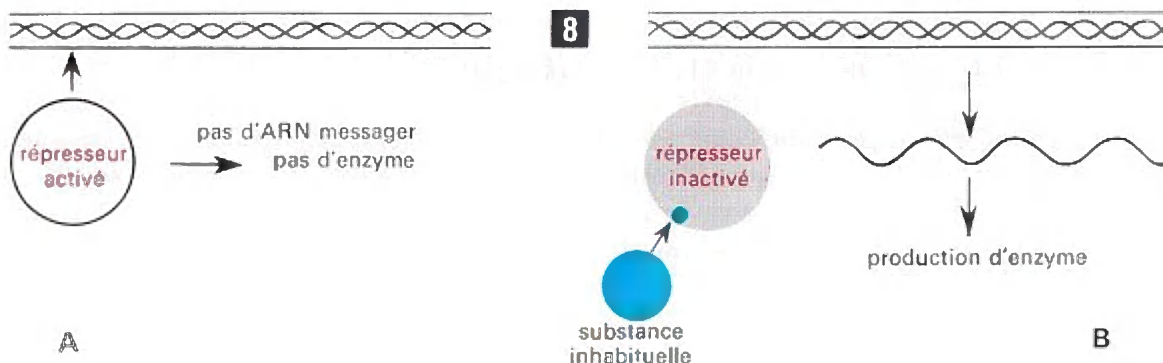
Premier exemple

Un produit Y se fait à partir d'un produit X grâce à une série de réactions dues aux enzymes E_1, E_2, E_3, E_4, E_5 6. Monod et ses collaborateurs pensent que l'excès du produit Y peut arrêter ce processus de deux manières : par un mécanisme rapide qui inhibe directement l'activité de l'enzyme E_1 en modifiant localement sa structure, par un mécanisme plus lent qui agit indirectement en arrêtant les synthèses des enzymes E_1, E_2, E_3, E_4, E_5 .

Dans les régulations indirectes et plus lentes, l'excès du produit Y agirait sur l'ADN chromosomique en activant un « répresseur » produit par un autre gène 7 ; celui-ci arrêterait la synthèse de l'ARN messenger, donc de toutes les enzymes de la chaîne.

Deuxième exemple

L'introduction d'un métabolite inhabituel dans une Bactérie induit le plus souvent la production importante d'une enzyme jusque-là pratiquement inexistante. On explique ce fait surprenant en supposant que le répresseur, actif pour inhiber la production de cette enzyme avant l'introduction de la substance « inhabituelle » 8 A, serait inactivé par cette substance ; la possibilité latente (et jusqu'alors inhibée) de l'ADN de produire l'enzyme serait ainsi libérée 8 B.



On peut supposer des mécanismes semblables dans les cellules des êtres pluricellulaires. Rien ne le prouve à l'heure actuelle.

Il semblerait que chez elles les protéines chromosomiques liées aux ADN joueraient un rôle de filtre en bloquant telle ou telle possibilité de production d'ARN messager. On pense aussi que certaines hormones modifieraient les synthèses des ARN cellulaires, agissant donc sur la biosynthèse des protéines. Si les connaissances des mécanismes régulateurs de la vie cellulaire sont à l'état embryonnaire, il ne fait aucun doute que ces mécanismes existent.

6 GÈNES ET MILIEU

Un exemple va vous montrer comment les conditions de milieu peuvent intervenir dans la réalisation des effets d'un gène. L'albinisme est dû à l'absence d'une enzyme (une oxydase) qui, chez le sujet normal, provoque la formation d'un pigment brun qui colore la peau, les poils, l'iris, etc. Les « lapins russes » ne sont pas de véritables albinos mais, dans cette race, l'oxydase ne peut être produite que là où la température ne dépasse pas 33 °C. A la température normale, seules les extrémités sont noires (nez, oreilles, pattes, queue). Placés dans un local à température supérieure à 33 °C, les lapins finissent par devenir totalement blancs. Nous savons déjà (page 241) qu'une même plante peut prendre des caractères différents (somation) selon le milieu où elle se développe.

7 COMPLEXITÉ DE L'ACTION DES GÈNES

Le gène conditionne un caractère. Mais celui-ci ne se réalise pleinement que si se trouvent réunies dans la cellule et dans l'organisme des conditions adéquates. L'action du gène et de l'enzyme dont il commande la synthèse est difficile à analyser puisqu'elle s'exerce dans une chaîne de réactions auxquelles participent le cytoplasme et d'autres gènes. On comprend mieux maintenant pourquoi un caractère dépend, le plus souvent, de l'action simultanée de plusieurs gènes. Ainsi, la couleur du poil chez la Souris est conditionnée par 8 à 10 facteurs ; il faudrait 75 gènes pour édifier un chloroplaste chez le Maïs. Les caractères fluctuants sont généralement conditionnés par plusieurs facteurs.

Mais il est rare aussi qu'un gène conditionne un seul caractère. L'observateur remarque son action sur le caractère le plus saillant et néglige le plus souvent les autres, en particulier l'action du gène sur les caractères internes, anatomiques et physiologiques qui sont presque toujours de la plus haute importance pour la vie de l'individu.

L'expression d'un caractère est donc une résultante, un état d'équilibre plus ou moins stable entre des actions multiples. A cet état participent non seulement les ADN, le cytoplasme, mais aussi le milieu intérieur (hormones) et les conditions du milieu extérieur.

8 RÔLE DU CYTOPLASME DANS L'HÉRÉDITÉ

Il est moins bien connu que celui du noyau et encore sujet à controverses.

Le cytoplasme fournit des matériaux à l'action synthétique des gènes. Une certaine harmonie doit exister entre le cytoplasme de l'ovule et le noyau du gamète mâle. « Lorsqu'on introduit le noyau d'une espèce dans le cytoplasme d'une autre, cet équilibre est rompu ; les jeunes meurent plus ou moins tôt ou, s'ils survivent,

sont stériles ».¹ Privées de cytoplasme, les molécules d'ADN qui constituent les virus sont incapables de se multiplier ; elles sont inertes. Elles ne deviennent actives et prolifiques que lorsqu'elles ont pu contaminer le cytoplasme d'un autre être vivant. Faute de matériaux, l'ADN ne peut, à lui seul, réaliser la synthèse de matière vivante.

Le rôle du cytoplasme est-il toujours secondaire ? L'identité des hybrides réciproques dans la plupart des croisements semble le prouver. Or, le cytoplasme de l'ovule est beaucoup plus abondant que celui du gamète mâle. Cependant, il n'y a plus identité des produits lorsque les individus croisés sont d'espèces différentes : le mulet (né du croisement âne x jument) diffère du bardot (cheval x ânesse). Ces deux hybrides tiennent de leur mère par leur taille ; mais, par les oreilles, la queue, le cri, ils ressemblent à leur père. Ce cas n'a pas été encore sérieusement étudié.

Celui de la Limnée (mollusque d'eau douce) est mieux connu : l'enroulement (dextre ou senestre) de la coquille est toujours conforme à celui de la mère. Il ne s'agit pas là, cependant, d'une véritable hérédité cytoplasmique mais d'une action des chromosomes maternels, au cours de l'ovogénèse, sur la composition du cytoplasme de l'ovocyte. Un effet de même nature agit peut-être aussi sur la taille des mulets. Mais on peut invoquer également l'action de facteurs de croissance, issus de la mère, au cours de la gestation (somation).

Notons encore que l'on a pu démontrer récemment la présence d'ARN et même d'ADN dans les chloroplastes et les mitochondries, organites capables de se multiplier indépendamment du noyau. Les cellules dépourvues de chloroplastes donnent naissance, en se multipliant, à du parenchyme incolore (feuilles panachées).

CONCLUSION

L'hérédité apparaît essentiellement liée au comportement de l'ADN. Ce n'est plus un phénomène mystérieux. Néanmoins, l'hérédité telle que nous venons de l'étudier est celle des petits caractères différentiels. Nous comprenons pourquoi un enfant a des yeux bleus ou bruns, mais nous ne savons pas ce qui, dans la constitution de l'œuf, fera de lui un Homme plutôt qu'une Souris. Les méthodes de la génétique, basée sur l'étude de la transmission des différences, ne permettent pas d'étudier ce qui est commun à tous les Hommes et seulement aux Hommes ! La génétique, paradoxalement, devient au contraire la meilleure méthode de pénétration des mécanismes de la vie au niveau moléculaire, mécanismes communs à tous les êtres vivants « de la bactérie à l'éléphant »² : par exemple, les phénomènes de synthèse des grandes molécules organiques et la régulation des actions enzymatiques par des gènes commandés eux-mêmes par les facteurs du milieu cellulaire.

Les généticiens peuvent donc travailler à des niveaux très différents :

Science appliquée, la génétique intéresse le médecin comme le sélectionneur de plantes ou d'animaux domestiques ;

Science fondamentale, elle étudie la vie au niveau des molécules, au niveau cellulaire, au niveau des individus et de leur descendance, au niveau des populations.

Partie de l'étude des lignées pures obtenues dans des conditions artificielles, la génétique doit, en effet, s'intéresser au monde vivant « libre » dont les populations sont hautement hétérozygotes, donc riches de possibilités inexprimées mais disponibles en cas de modifications ultérieures du milieu.

1. E. Guyénot.

2. J. Monod.

Elle est capable aujourd'hui d'expliquer aussi bien la stabilité d'une espèce répartie en populations nombreuses (où le jeu de la dominance et l'élimination des individus mal adaptés suffit à réduire la variabilité apparente) que la différenciation progressive en espèces distinctes de populations restreintes, isolées les unes des autres, et soumises à des conditions différentes. Les conceptions des généticiens s'accordent avec les conceptions transformistes.

La génétique des populations a permis également une meilleure définition de l'espèce. (Revoyez les pages 239 et 240). Chaque gène pouvant exister sous plusieurs formes (les allèles) dont un individu ne reçoit au maximum que deux exemplaires, une espèce possède un patrimoine héréditaire plus riche que celui de chacun des individus qui la composent.

L'espèce est la collection des organismes dont les gènes peuvent, dans les conditions naturelles, être associés par fécondation en donnant une descendance viable et féconde.

Telle est la génétique, liée à tous les problèmes humains, seule capable de pénétrer jusqu'aux mécanismes fondamentaux de la vie, exigeant pour progresser les méthodes convergentes des biologistes, des physiciens, des chimistes, des mathématiciens. Elle naquit de patients travaux sur le Pois et les Mouches. Qui sait si l'Homme ne l'utilisera pas un jour pour devenir autre... meilleur ou pire ?

Exercices d'application

Exercice n° 1

On nourrit une Fève pendant 1 heure avec un milieu pourvu de cytosine (base azotée des acides nucléiques) contenant de l'hydrogène radioactif. La figure 9 A est une microphotographie d'une coupe faite ensuite dans la racine de la plante. La figure 9 B est une autoradiographie (revoir page 167 ce qu'on entend par autoradiographie) de la même coupe ; on voit que les points noirs qui décèlent une radioactivité sont presque exclusivement limités aux noyaux des cellules.

La plante est ensuite nourrie pendant 5 heures sur un milieu où la cytosine n'est plus marquée à l'hydrogène radioactif. La figure 9 C est une microphotographie d'une coupe faite, après, dans la racine, et la figure 9 D est une autoradiographie de cette coupe. L'autoradiographie montre une multitude de points noirs dispersés.

Que pouvez-vous conclure des résultats obtenus en B et D ?

On sait, par ailleurs, que la cytosine a servi dans les deux cas à la synthèse d'ARN par les cellules. Énoncez alors votre (ou vos) conclusion(s) sous une nouvelle forme.

Exercice n° 2

Toutes les enzymes nécessaires à l'activité des tissus d'un organisme ne sont pas produites en même temps ni partout à la fois.

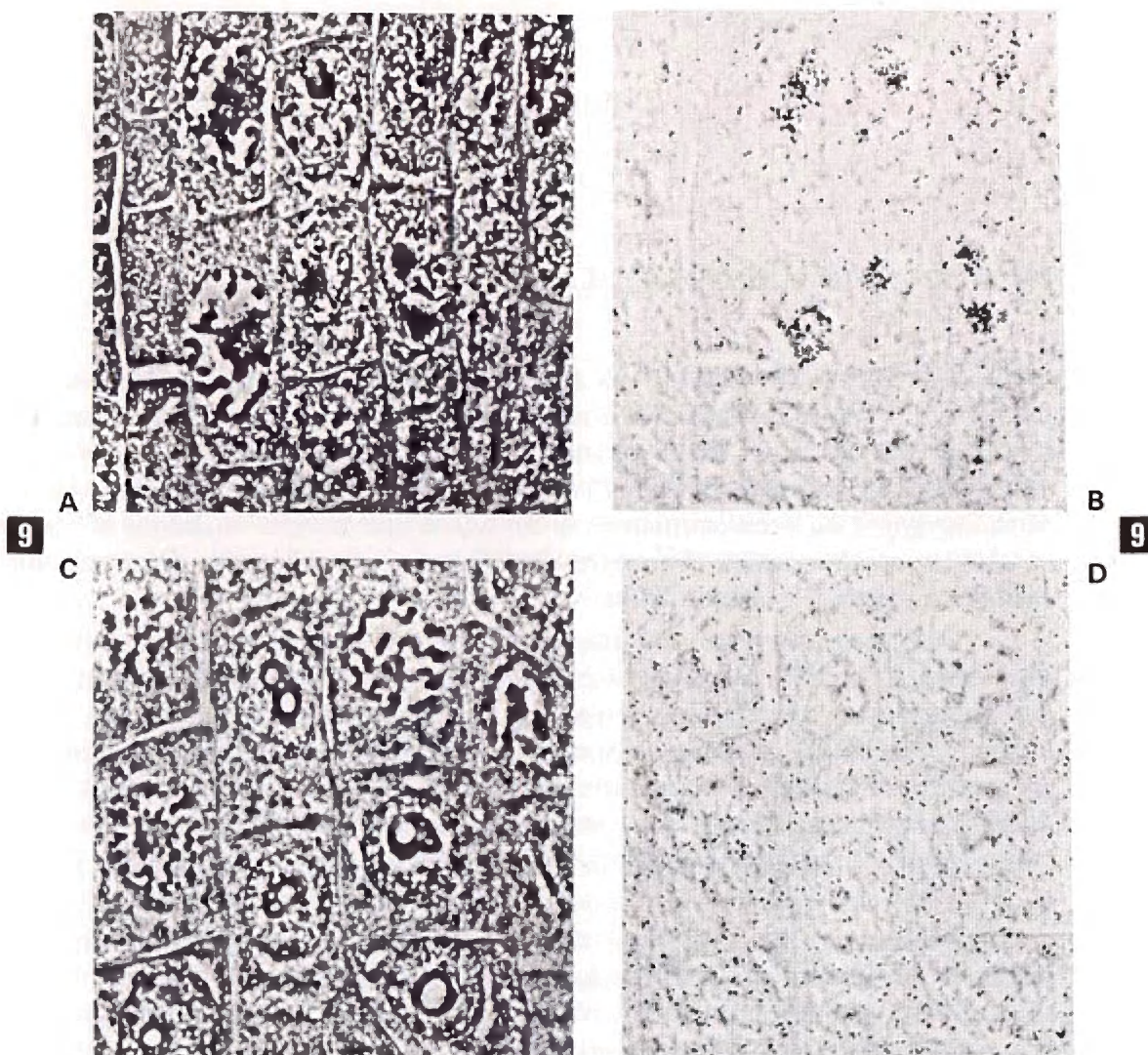
- Dites comment vous pouvez expliquer la régulation de la production des enzymes chez les microorganismes.

- Commentez les faits suivants :

La croissance du Chironome comme celle des Insectes, est caractérisée par une série de mues déclenchées par une *hormone de mue*. Au cours de l'avant-dernière mue, la larve se transforme en nymphe ; au cours de la dernière mue (mue imaginale), elle devient *insecte parfait*. Au cours de ces métamorphoses, certains organes larvaires (les glandes salivaires, par exemple) disparaissent ; les organes de l'adulte se forment.

La nature de la mue est réglée par une *hormone juvénile*. Tant que cette hormone est sécrétée, la mue est de type larvaire. Lorsque l'*hormone de mue* agit seule, la métamorphose imaginale se produit.

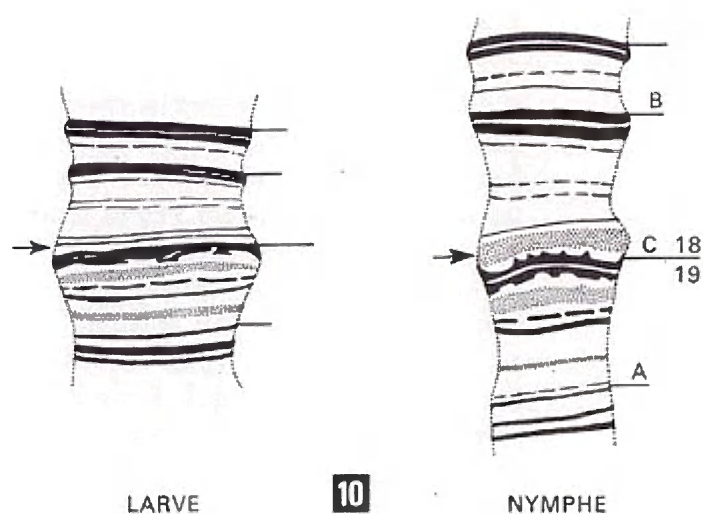
Certaines des bandes sombres des chromosomes géants de la larve (chaque bande peut être repérée par un numéro d'ordre) subissent



Vues empruntées à Woods, Philips S. and J. Herbert Taylor, "Studies of Ribonucleic Acid Metabolism with Tritium-labeled cytidine". (Laboratory Investigation) 1959, 8, (1), pages 309-318, et reproduites grâce à l'obligeance des auteurs.

à certains moments un épaississement caractéristique **10** ou *puff* (mot anglais : bouffée, gonflement). Chaque puff est le siège d'une synthèse intense d'ARN. La localisation de ces puffs et leur ordre d'apparition pendant les inter-mues et la métamorphose ont pu être en partie repérés.

Une injection d'hormone de mue au dernier stade larvaire déclenche la formation (15 à 30 minutes plus tard) d'un puff dans le chromosome I, au niveau de la bande 18 C, puis (30 à 60 minutes après l'injection) celle d'un puff sur la bande 2 B du chromosome IV. Dans les heures qui suivent se forment les puffs de la période prénymphe et l'on constate une augmentation du métabolisme protidique.



(d'après V. Clever).

L'évolution

INTRODUCTION HISTORIQUE

A l'échelle du temps humain, les espèces animales et végétales donnent l'impression d'une grande stabilité. Aussi, jusqu'au XVIII^e siècle, les savants ont-ils admis que la Terre avait toujours été peuplée de la même faune et de la même flore : doctrine fixiste. Pour expliquer l'origine des espèces, les uns faisaient appel au créationnisme: le monde vivant compte « autant d'espèces qu'il est sorti de couples des mains de l'Être infini » (Linné). D'autres invoquaient la génération spontanée.

Le poète latin Lucrèce (I^{er} siècle avant notre ère) imagina, après le Grec Empédocle (5^e siècle avant notre ère), que la génération spontanée avait porté sur des organes : nez, yeux, estomacs... Ces organes s'unissant au hasard avaient produit quelques êtres normaux au milieu d'innombrables monstres, les uns privés de bouche, les autres d'intestin... Bien entendu, seuls ceux qui étaient normalement constitués ont survécu : les chimères étant éliminées.

Nous savons aujourd'hui que la solution n'était pas là. Un organe humain n'est guère plus simple qu'un humain entier. Cet organe est complexe et n'a de sens que pour l'organisme complet. Que des organes fabriqués de façon indépendante puissent s'adapter les uns aux autres tient du miracle. Ce qui est antérieur à l'être complexe entier, ce n'est pas un de ses organes, mais un organisme entier plus simple : conception évolutionniste ou transformiste.

On peut résumer l'évolutionnisme comme suit. Les espèces se transforment avec le temps. Les formes actuelles dérivent de formes anciennes plus simples, de sorte que le monde vivant subit une évolution progressive et continue.

L'apparition du transformisme supposait qu'on eût conscience du temps géologique (voir cours de Première), mais aussi qu'on s'aperçût que l'ensemble des êtres vivants formait une série progressive, donc qu'on les classât. L'évolutionnisme est né du besoin de classer les animaux et les végétaux.

L'Antiquité, qui ne connaît qu'un nombre très limité d'espèces vivantes, n'éprouve guère le besoin de classer. C'est à la Renaissance, lorsque les descriptions se multiplient, qu'on voit naître les premières vraies classifications. (Un bibliothécaire ne commence à ranger ses livres en séries, rubriques... que lorsqu'il en possède un grand nombre.) Ce travail répond, à l'origine, à des exigences purement pratiques : les classifications (ou systèmes) sont artificielles ; le meilleur critère est le plus commode. Mais, dès la fin du XVII^e siècle, on recherche un système « naturel ». LINNÉ (1707-1778) définit un tel système comme celui répondant au dessein de Dieu. Et, comme l'Être infini n'a pu vouloir que l'ordre, le système naturel sera harmonieux. Un tel ordre divin n'implique encore que des filiations idéales; mais il suffira de les traduire en parentés réelles pour ouvrir le chemin à l'évolutionnisme. D'ailleurs, n'est-il pas symptomatique que les classificateurs de la fin du XVII^e s., qui ne songent pas encore explicitement à l'Évolution, utilisent pourtant le mot

« famille » pour désigner des groupements d'espèces voisines ? Sans doute ne prennent-ils pas ce vocable à la lettre. Mais BUFFON (1707-1788) se rend bien compte, lui, que ce mot est tout imprégné de l'idée de parenté. « L'Ane et le Cheval sont-ils originellement de la même souche ? Sont-ils, comme le disent les nomenclateurs, de la même famille ? » Remarquant très lucidement que répondre oui, c'est admettre qu'Homme et Singe sont également de la même souche, le célèbre Naturaliste recule devant l'audace de l'hypothèse.

C'est MAUPERTUIS (1698-1759) qui, le premier, en 1751, affirme l'évolutionnisme en expliquant « comment de deux seuls individus la multiplication des espèces les plus dissemblables aurait pu s'ensuivre ». DIDEROT (1713-1784) lui emboîte le pas. Plus tard LAMARCK (1744-1829), professeur au Muséum, reprenant les idées des deux philosophes, ramène le problème sur le plan scientifique et propose une explication théorique du mécanisme de la transformation des espèces.

L'ouvrage principal de Lamarck, La Philosophie zoologique, paraît en 1809. Mais la thèse transformiste devra attendre 50 ans pour triompher avec l'Anglais DARWIN (L'Origine des espèces - 1859). Entre temps, la Biologie française aura été dominée par le grand CUVIER (1769-1832), fixiste résolu, adversaire de Lamarck et de son disciple : GEOFFROY ST-HILAIRE. Pourtant, ces 50 années ont accumulé des matériaux en faveur de l'idée nouvelle : l'Anatomie comparée montre que tous les Vertébrés sont bâtis sur un même plan ; l'Embryologie (étude du développement des êtres) et la Paléontologie (science des fossiles) viennent appuyer l'Anatomie comparée en découvrant entre les groupes des affinités insoupçonnées.

Ainsi les Oiseaux se distinguent des autres Vertébrés par l'absence de dents. Mais certaines formes fossiles en possédaient. De même, chez l'embryon des Oiseaux actuels, des ébauches de dents se développent, puis régressent.

La théorie cellulaire, de son côté, jette un pont entre les êtres vivants les plus dissemblables : tous sont, en dernière analyse, des « colonies » de cellules bâties sur un même plan. Et même les différences entre cellule animale et cellule végétale ne peuvent masquer leur profonde unité d'organisation.

Aussi, à partir de 1859, le transformisme conquiert-il la cité scientifique. Depuis 1900, le fixisme n'a plus eu que de rares défenseurs.

Les leçons qui suivent vous montreront des faits d'Anatomie comparée et de Paléontologie qui plaident en faveur du transformisme. Vous verrez aussi comment le problème de l'origine de la Vie, celui de l'origine de l'Homme, se posent en termes évolutionnistes, et quelles théories ont été proposées pour expliquer la transformation du monde vivant.

23. Quelques faits actuels suggérant l'idée

Les êtres vivant actuellement sur la Terre portent les traces de leur longue histoire, qui s'est déroulée depuis l'apparition de la Vie. En particulier, les animaux présentent, dans leur organisation anatomique et le développement de leurs embryons, des particularités reflétant les transformations qu'ils ont subies au cours de ces millions d'années.

1 ENCÉPHALES ET CERVEAUX DE VERTÉBRÉS

● Observation de 5 encéphales

Pour faire les observations qui sont demandées ici, il faut préparer, en s'inspirant des conseils donnés pour l'étude de l'axe cérébro-spinal de la Souris (page 18), les encéphales d'un Poisson, d'une Grenouille, d'un petit Reptile (Couleuvre ou Lézard), d'un Oiseau (Pigeon ou Poulet) et d'un petit Mammifère (Souris, Rat ou Cobaye). Sans doute un élève seul ne peut-il pas faire toutes ces dissections, mais seulement une ou deux. Dans une classe, le travail sera partagé entre les élèves, de sorte que chacun pourra faire entièrement l'étude ci-après en utilisant des encéphales préparés par lui-même et par ses camarades.

Observez attentivement les cinq encéphales ou, à défaut, examinez les figures 1 à 10. Répondez par écrit aux questions suivantes :

a. Le cerveau (hémisphères cérébraux) est-il également développé chez tous les Vertébrés ? Considérez notamment les points suivants : volume du cerveau par rapport au volume de l'encéphale entier ; développement du cerveau vers l'arrière (en d'autres termes, y a-t-il des parties de l'encéphale recouvertes par le cerveau ? lesquelles ?) ; épaisseur des hémisphères cérébraux. Quels sont les Vertébrés dont le cerveau est le plus développé, ceux dont le cerveau est le moins développé ? Pouvez-vous faire des rapprochements entre les réponses que vous venez de donner, d'une part, et ce que vous savez au sujet du genre de vie, de l'activité

et du comportement des divers animaux, d'autre part ?

b. Quels sont les Vertébrés chez lesquels les lobes olfactifs sont les plus grands (relativement à l'ensemble de l'encéphale) ?

c. Quels sont les Vertébrés chez lesquels le cervelet est le plus petit, ceux chez lesquels il est le plus développé ?

● Étude de cerveaux de Mammifères

Comparez l'aspect de la surface des hémisphères cérébraux chez le Rat 5, le Mouton (figure 3, page 21) et l'Homme (figure 9, page 23).

Figures 1 à 10 :

A Bulbe olfactif (lobes olfactifs)

B cerveau

C épiphyse

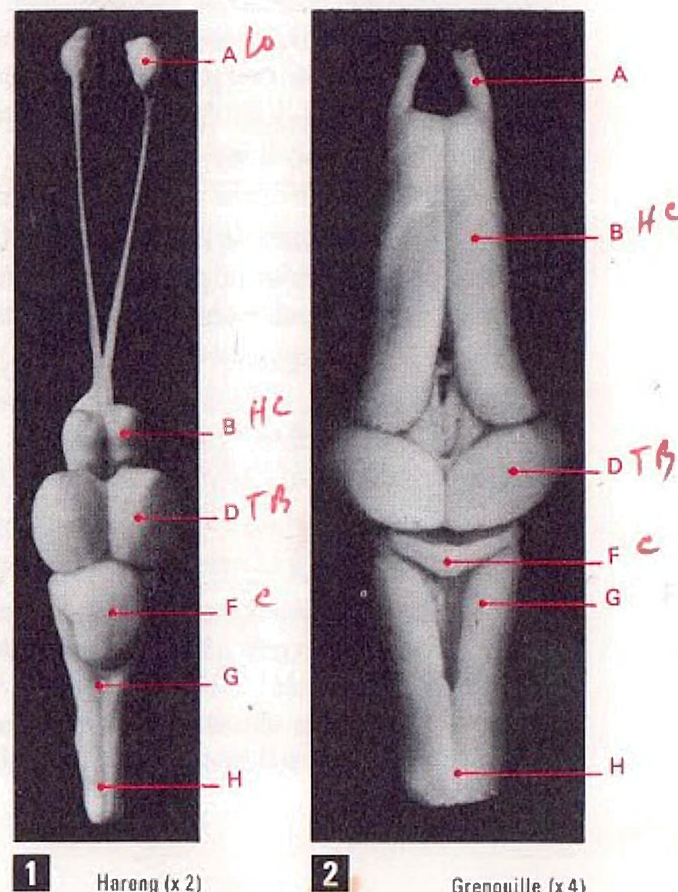
D tubercules bijumeaux

E tubercules quadrijumeaux

F cervelet

G bulbe rachidien

H moelle épinière.



1

Harong (x 2)

2

Grenouille (x 4)

Encéphales de Vertébrés

d'évolution

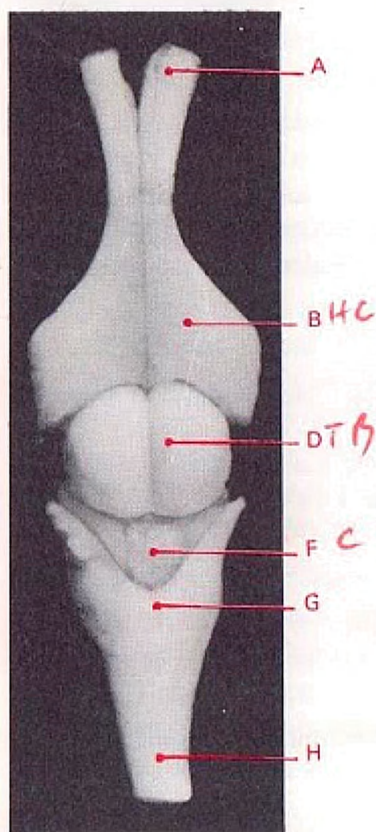
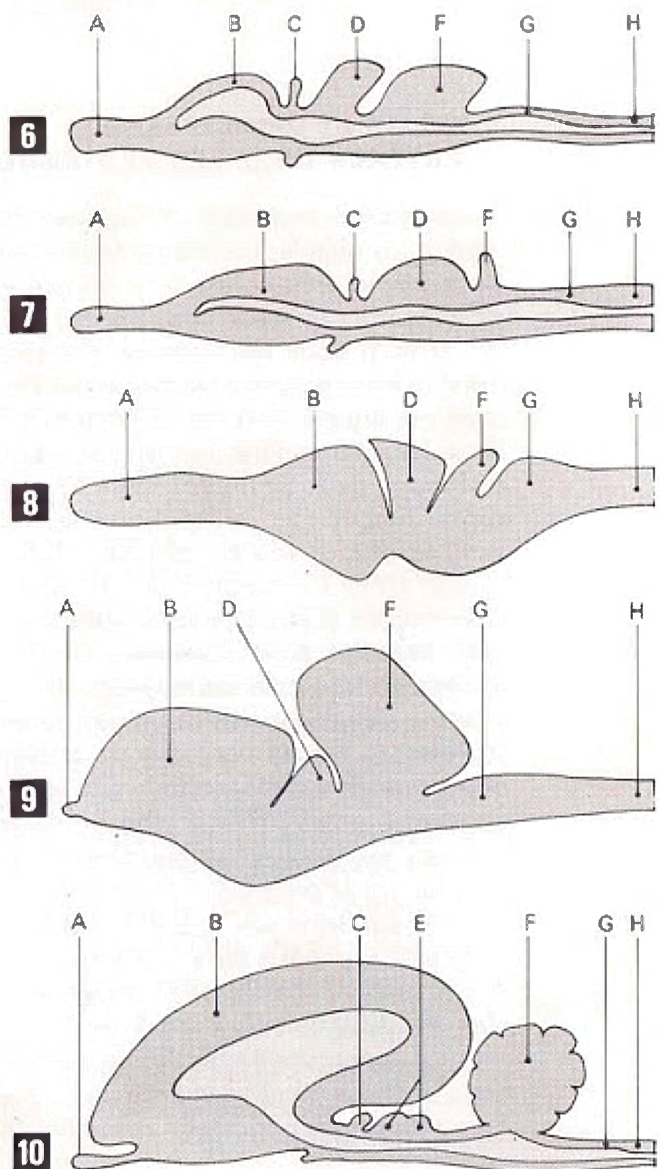
Schémas de l'organisation de l'encéphale
6: Poisson; 7: Batracien; 10: Mammifère.

Schémas d'encéphales vus de profil
8: Reptile; 9: Oiseau.

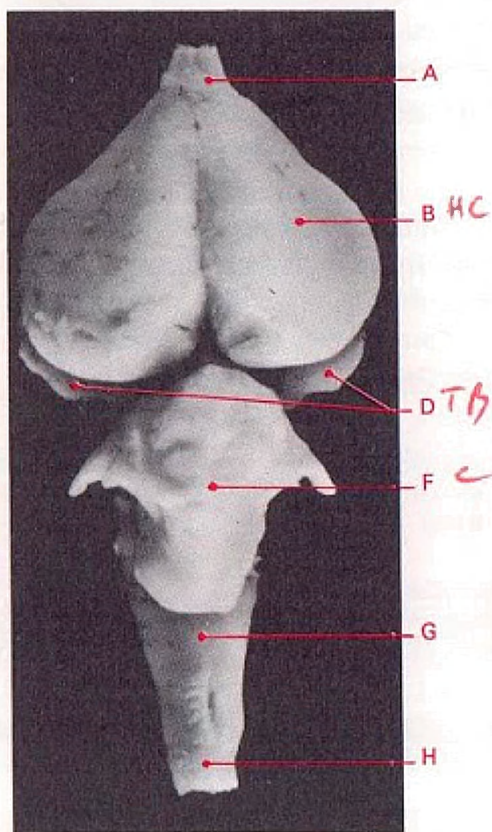
En utilisant les mêmes figures ainsi que, éventuellement, d'autres figures du chapitre 2 ou du présent chapitre, ou, mieux, en examinant divers encéphales de Mammifères préparés par dissection, dites aussi quelles remarques vous faites à propos des points suivants :

- volume du cerveau par rapport à celui de l'encéphale entier;
- extension des hémisphères cérébraux, notamment vers l'arrière (au-dessus des parties de l'encéphale qui sont postérieures au cerveau) et sur les côtés.

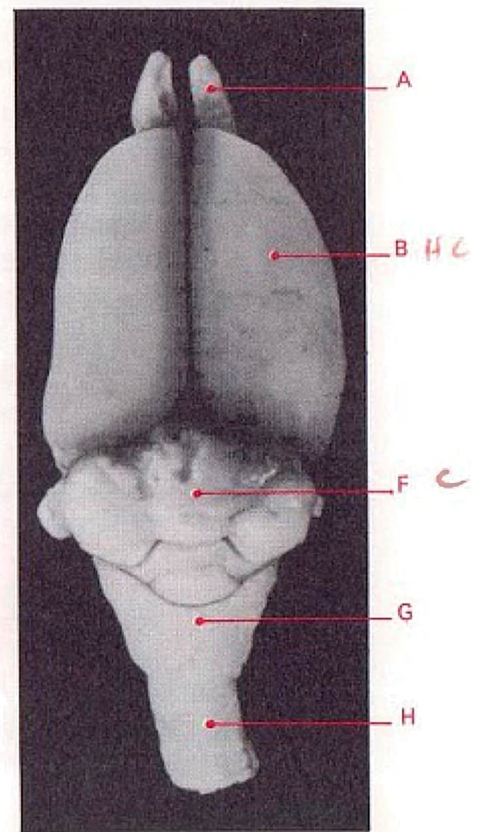
Répondez par écrit.



3 Couleuvre (x 5)



4 Poulet (x 2)



5 Rat (x 2,3).

2 CŒUR ET PRINCIPALES ARTÈRES CHEZ LES VERTÉBRÉS

La dissection complète de l'appareil circulatoire d'un animal, ou même seulement celle du système artériel, est trop longue et trop délicate pour qu'il soit possible de l'envisager ici. Mais il vous est possible d'examiner le cœur et les principaux vaisseaux qui s'ouvrent dans cet organe chez les différents Vertébrés. Pour les Mammifères, vous profiterez de la dissection de la Souris (chapitre 1) et utiliserez les figures 5 et 6 (page 8). Pour les Amphibiens, ce sera le cœur de la Grenouille (page 95). Le cœur d'un Oiseau, celui d'un Reptile (Lézard ou Couleuvre par exemple) et celui d'un Poisson, peuvent être étudiés en les extrayant du corps de l'animal par une dissection rapide ; pour l'Oiseau et le Poisson, il vous est facile de profiter des occasions qui se présentent lorsqu'on prépare un poulet ou un poisson pour un repas.

Faites des dessins représentant l'organisation du cœur chez ces cinq animaux et répondez par écrit aux questions suivantes :

Combien y a-t-il de cavités dans chacun des 5 cœurs ? Combien d'oreillettes, combien de ventricules ? Y a-t-il des communications entre oreillettes, entre ventricules, entre oreillette(s) et ventricule(s) ? Cherchez à reconnaître les principaux vaisseaux débou-

chant dans le cœur : veines, artère aorte et, chez les Vertébrés aériens, artère pulmonaire. Dans quelle cavité du cœur chacun de ces vaisseaux débouche-t-il ? Pouvez-vous voir si le cœur contient des dispositifs imposant au sang de parcourir ses cavités dans un seul sens ? Éventuellement, quels sont ces dispositifs, quel est le sens de circulation du sang dans le cœur ? Faites, pour chaque cas, un schéma permettant de comprendre la disposition des cavités du cœur et les relations entre elles ; au moyen de flèches, indiquez le sens du parcours effectué par le sang dans ces cavités ; chaque fois que vous le pourrez, précisez s'il s'agit de sang « noir » ou de sang « rouge¹ », et indiquez de quel(s) organe(s) vient ce sang ou vers quel(s) organe(s) il se rend.

Comparez l'organisation du cœur et du système artériel chez les Vertébrés aériens et chez les Poissons (fig. 11 et fig. 13 à 17, page 302 et 303). Désignez les principaux vaisseaux et les cavités du cœur, sur les figures 14 à 17, en vous aidant des annotations portées sur la figure 13 et en utilisant la page 302.

1. Les expressions *sang rouge* et *sang noir* sont expliquées dans le cours de Troisième ainsi que dans le livre de 1^{re} D (page 226).

L'UNITÉ DE PLAN D'ORGANISATION DES VERTÉBRÉS

Les Vertébrés comprennent les animaux pourvus d'une colonne vertébrale et d'un crâne. Le tableau suivant en donne une classification simple (qui sera reprise et complétée à la page 356).

Vertébrés	à respiration aquatique (par des branchies)	Agnathes ¹ (ex. : les Lamproies), Poissons
	à respiration aquatique pendant la vie larvaire, aérienne par la suite	Amphibiens ou Batraciens (Grenouilles et Crapauds, Tritons et Salamandres)
	à respiration aérienne (par des poumons)	Reptiles (Lézards, Serpents, Crocodiles et Tortues) Oiseaux Mammifères

1. Les Agnathes (du grec *gnathos* : mâchoire, *a* : privatif) sont des Vertébrés qui ne possèdent pas de mâchoire mobile (mâchoire inférieure des autres Vertébrés).

1 ENCÉPHALE DES VERTÉBRÉS

Chez tous les Vertébrés, le système nerveux commence son développement de la même façon que chez l'Homme (voir page 29) : formation du tube nerveux et, dans la partie antérieure de ce tube, des vésicules successives qui sont à l'origine de l'encéphale (figures 17 et 18, page 30). On retrouve donc, dans l'encéphale de tous les Vertébrés, des parties *homologues*, toujours situées dans le même ordre parce qu'elles se sont développées à partir de la même succession de vésicules encéphaliques embryonnaires : il y a *une unité de plan d'organisation de l'encéphale des différents Vertébrés*. Cependant, les parties homologues n'ont pas toujours le même développement, et l'on peut observer entre les groupes des différences très significatives portant, en particulier, sur le cerveau, les lobes olfactifs (ou bulbes olfactifs), le cervelet (voir figures 1 à 10 et exercice page 298). Les hémisphères cérébraux ne sont reliés l'un à l'autre que chez les Reptiles (par un trigone très réduit), les Oiseaux (par le trigone) et chez les Mammifères (par le trigone et le corps calleux). Aux tubercules quadrijumeaux des Mammifères correspond une seule paire de tubercules chez les autres Vertébrés (tubercules bijumeaux).

Chez les Poissons et les Amphibiens, l'encéphale n'est pas beaucoup plus large que la moelle épinière; au contraire, chez les Oiseaux et surtout les Mammifères, la moelle apparaît comme un cordon relativement fin rattaché à un encéphale volumineux (fig. 1 p. 19 et 1 à 10, p. 299). Or, la Paléontologie, nous le verrons, montre que les Poissons sont les Vertébrés les plus anciens; après eux sont apparus les Amphibiens, puis les Reptiles, enfin les Oiseaux et les Mammifères. Au cours de l'histoire des Vertébrés, l'encéphale a pris un développement et une importance de plus en plus grands; c'est ce que désigne le mot *encéphalisation*.

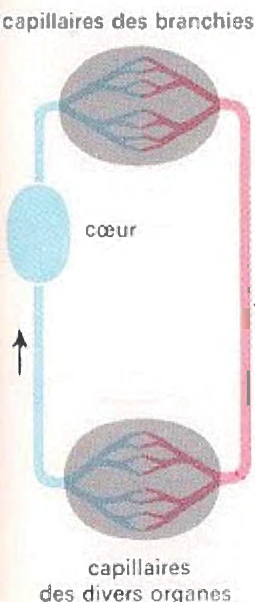
Le processus de l'encéphalisation est poussé particulièrement loin chez les Mammifères; ici, en outre, il existe une différenciation très marquée, portant sur le cerveau. La surface des hémisphères cérébraux est lisse chez les Rongeurs (Rat, Souris, Lapin), alors qu'elle est divisée en circonvolutions chez d'autres Mammifères, par ex. le Mouton (figure 3, page 21) et l'Homme (figure 9, page 23); l'existence des circonvolutions augmente beaucoup la surface de l'écorce cérébrale, qui joue un grand rôle dans le comportement des animaux. Le cerveau s'étend plus vers l'arrière chez le Mouton que chez les Rongeurs, mais il est encore plus volumineux chez les Singes et chez l'Homme. Il existe donc une *cérébralisation*, c'est-à-dire un accroissement du volume et de l'importance du cerveau, qui atteint son maximum chez l'Homme. Ainsi sont portées à leur plus haut degré de développement la vie psychique et l'activité intellectuelle, dont le cerveau permet l'existence et le fonctionnement.

Il est intéressant de constater que cette concentration du système nerveux dans la partie antérieure du corps n'existe pas seulement chez les Vertébrés. On peut l'observer aussi chez les Insectes et les Mollusques. Là aussi, elle va toujours de pair avec un comportement plus compliqué et, pourrait-on dire, plus perfectionné, que chez d'autres animaux du même groupe.

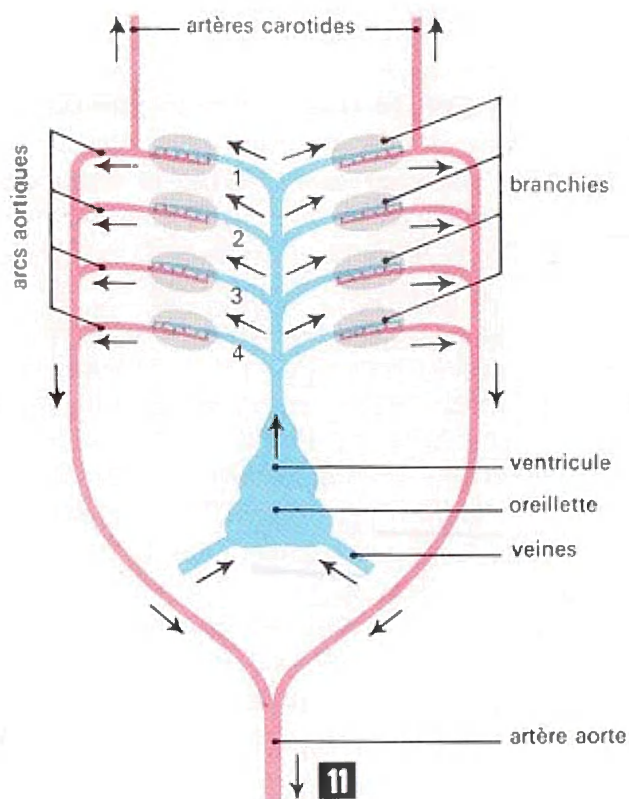
2 ANATOMIE COMPARÉE DU CŒUR ET DU SYSTÈME ARTÉRIEL

Les comparaisons que nous venons de faire, au sujet de l'encéphale, entre les divers types de Vertébrés, constituent de l'*anatomie comparée*. Une telle étude peut également être réalisée par exemple pour le cœur et l'appareil circulatoire.

Chez les Poissons, le cœur ne possède qu'une oreillette et un ventricule; il reçoit du sang riche en CO₂ et pauvre en oxygène (sang « noir »), qu'il envoie, par 4 paires de vaisseaux appelés artères branchiales ou *arcs aortiques*, dans les 4 paires de branchies¹. Les branchies constituent l'appareil respiratoire du Poisson: le sang y devient « rouge », en fixant de l'oxygène et en perdant du gaz carbonique, et les arcs aortiques le conduisent à l'artère aorte (souvent appelée aorte dorsale, parce qu'elle se trouve placée dans la région dorsale de l'animal). L'artère aorte distribue le sang à tous les organes; appauvri en oxygène et enrichi en gaz carbonique, le sang revient au cœur par les veines **11**. Le sang ne passe qu'une fois dans le cœur au cours d'un tour complet de l'appareil circulatoire **12**.



12



11

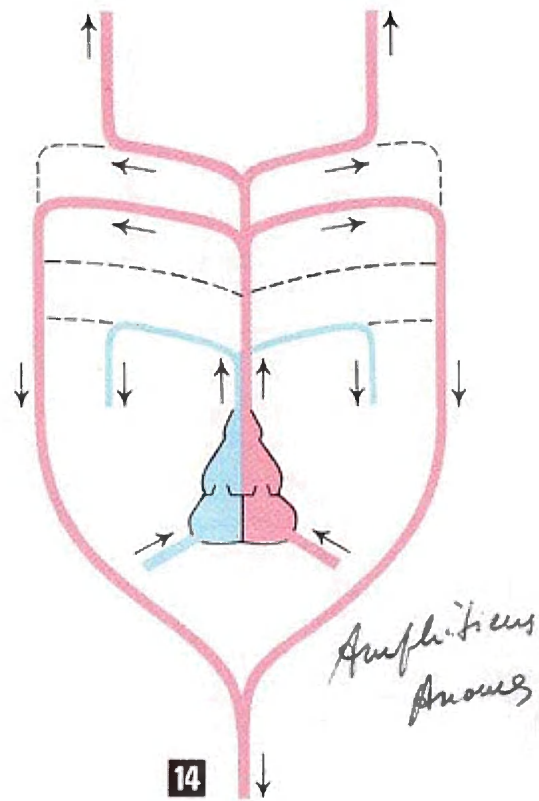
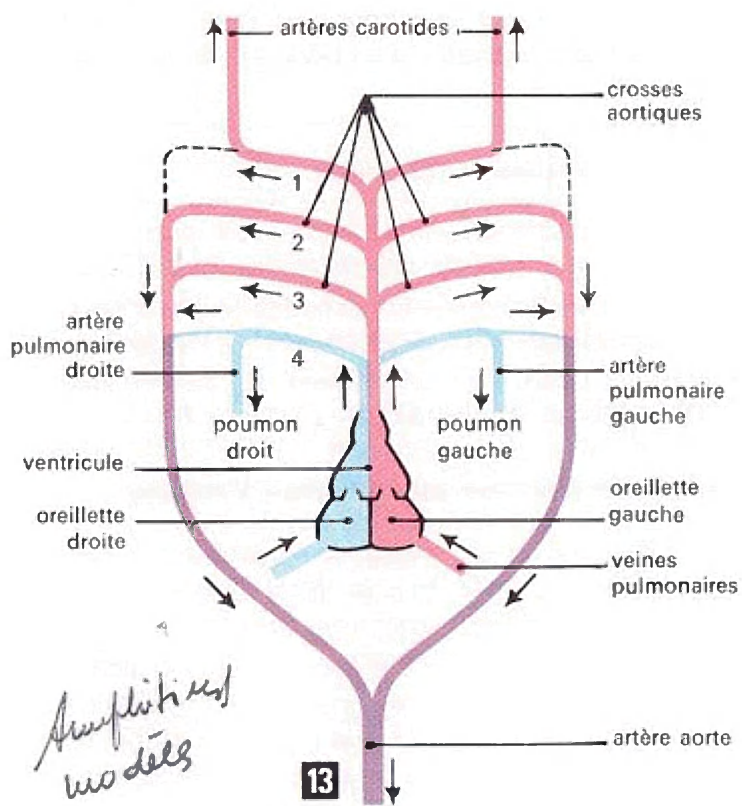
Le cœur des Amphibiens et des Reptiles comporte deux oreillettes et un ventricule; l'appareil respiratoire est constitué par deux poumons, qui reçoivent le sang par les artères pulmonaires. L'aorte dorsale se forme à partir de deux paires de crosses aortiques chez les Amphibiens Urodèles (Tritons et Salamandres) **13**, d'une paire de crosses aortiques chez les Amphibiens Anoures (Grenouilles et Crapauds) **14** et la plupart des Reptiles **15**.

Chez les Mammifères et les Oiseaux, enfin, le cœur possède 4 cavités (2 oreillettes et 2 ventricules), et le sang passe deux fois dans le cœur au cours d'un tour complet de l'appareil circulatoire (voir cours de 3^e, et 1^{re} D, fig. 15 p. 227). En outre, il n'existe qu'une crosse aortique (qui se trouve à droite chez les Oiseaux **16**, à gauche chez les Mammifères **17**²).

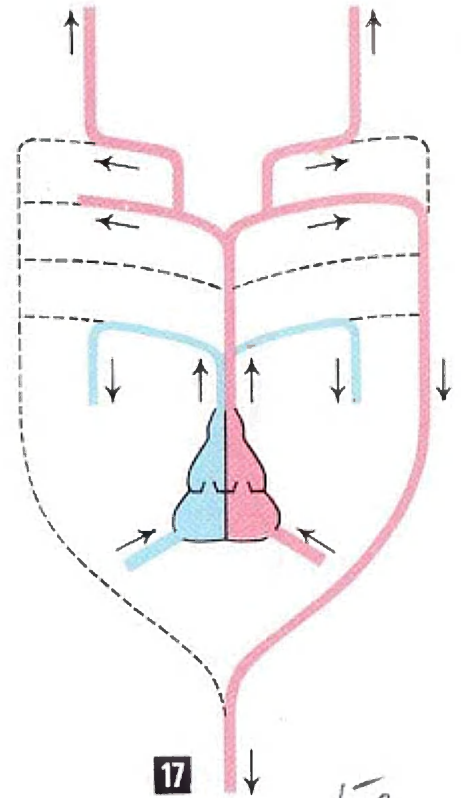
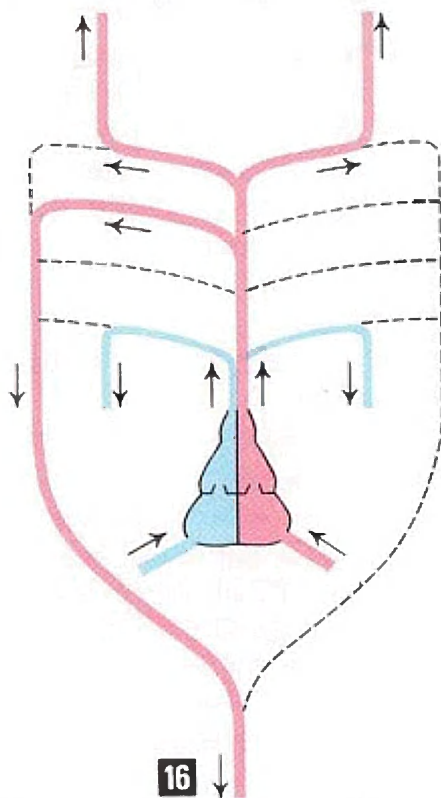
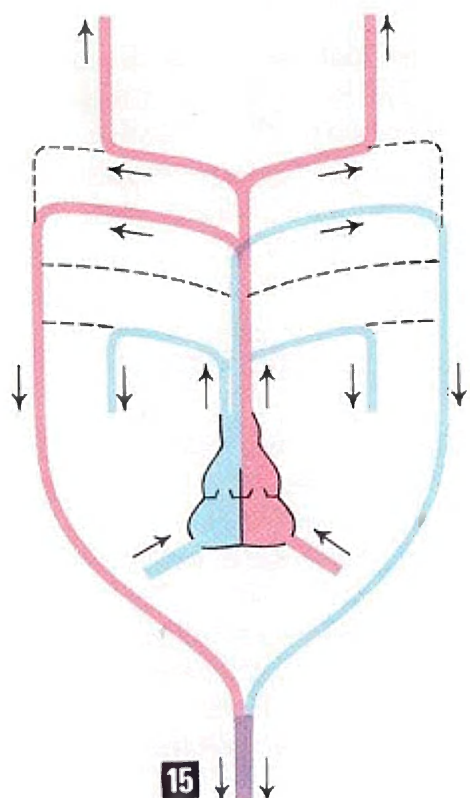
La disposition du cœur et des principales artères chez les Vertébrés aériens peut être schématiquement représentée à partir de celle qui existe chez les Poissons, les différences portant sur le nombre de cavités du cœur et le nombre d'arcs aortiques **11** et **13** à **17**.

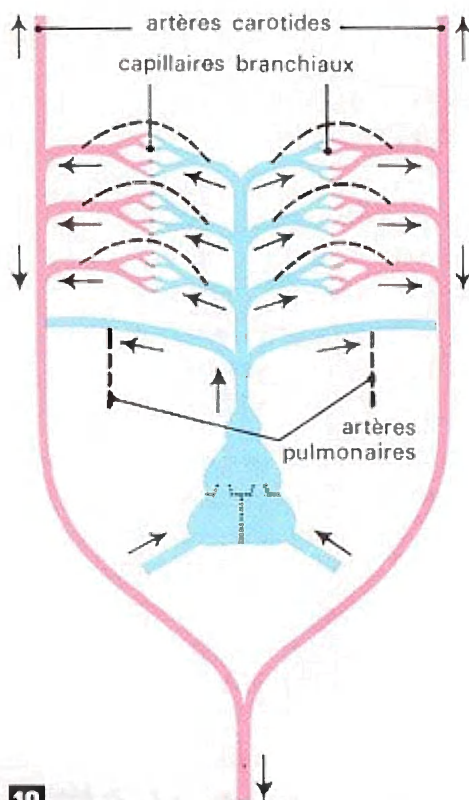
1. Cette description vaut pour les Poissons osseux (les plus nombreux); les Poissons cartilagineux ont 5 paires de fentes branchiales et 5 paires d'arcs aortiques.

2. On représente toujours l'appareil circulatoire comme chez une personne vue de face; ce qui se trouve à droite dans le corps est donc à gauche sur les figures et inversement.



Organisation du cœur et du système artériel chez les Vertébrés.
 11: Poissons (page ci-contre); 13: Amphibiens Urodèles; 14: Amphibiens Anoures;
 15: Reptiles; 16: Oiseaux; 17: Mammifères.





18

Transformations de l'appareil circulatoire lors de la métamorphose chez les Amphibiens. En rouge et bleu, cœur et vaisseaux chez le têtard ; en tirets et pointillés noirs, vaisseaux et cloisonnement du cœur apparaissant lorsque disparaissent les branchies.



19

Jeune embryon humain (quelques semaines).

3 MÉTAMORPHOSES ET EMBRYOLOGIE

L'unité qui nous est apparue en étudiant l'anatomie comparée du cœur et des principales artères chez les Vertébrés ressort aussi d'observations que l'on peut faire au cours du développement embryonnaire et à l'occasion de certaines métamorphoses.

● Transformation du têtard en grenouille

Lors de la métamorphose des Amphibiens (voir page 111), l'appareil circulatoire du têtard, qui ressemble à celui d'un Poisson (cependant un têtard n'a que 3 paires de branchies), se modifie en même temps que les branchies sont remplacées par des poumons ; il apparaît notamment des artères pulmonaires 18, 13 et 14 p. 303.

● Ressemblance des embryons chez les divers Vertébrés

Les embryons de tous les Vertébrés se ressemblent ; tous possèdent, à un certain stade de leur développement, des ébauches de *fentes branchiales* semblables à celles qui, chez les Poissons, donneront naissance aux branchies 19. Dans le développement ultérieur de l'embryon d'un Vertébré aérien, les fentes branchiales disparaissent alors que se forment les poumons. Le cœur et le système artériel d'un embryon de Mammifère ou d'Oiseau présentent aussi, au début, des similitudes avec ceux d'un Poisson.

● Généralisation

Nous avons vu plus haut (page 301) quelle similitude existe, chez tous les Vertébrés, dans la formation du système nerveux et, notamment, dans celle de l'encéphale ; disons seulement que des ressemblances apparaissent également au cours du développement embryonnaire pour d'autres organes : os, appareil digestif, reins.

4 PARENTÉ ET ÉVOLUTION DES VERTÉBRÉS

L'Anatomie comparée et l'Embryologie font apparaître une unité qui semble être l'indice d'une parenté, c'est-à-dire d'une origine commune à tous les groupes de Vertébrés : origine aquatique, d'après le témoignage de la Paléontologie (déjà invoqué ci-dessus à propos de l'encéphale). Selon cette manière de voir, l'appareil circulatoire primitif, ressemblant à celui des Poissons, s'est transformé lentement et progressivement (division en deux de l'oreillette, puis du ventricule ; disparition partielle ou totale de certains arcs aortiques) tandis que changeait le mode de vie et que la

respiration aquatique (branchiale) était remplacée par une respiration aérienne (pulmonaire). Se poursuivant pendant des dizaines ou des centaines de millions d'années, ces modifications ont donné naissance aux divers types de cœurs et de systèmes artériels que nous connaissons aujourd'hui chez les Vertébrés. En même temps, des modifications portaient sur l'encéphale, ainsi que sur d'autres organes.

PRINCIPE D'HOMOLOGIE

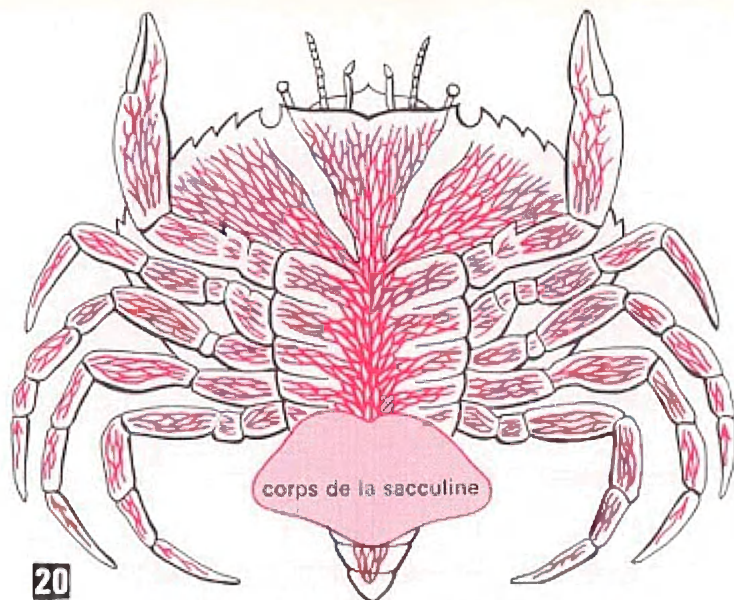
Tous les animaux d'un groupe zoologique possèdent les mêmes organes disposés de la même façon; chez tous existe un même *plan d'organisation*, qui exprime la parenté de ces animaux entre eux. Mais un même organe peut être très développé chez un animal du groupe considéré, très réduit chez un autre; il peut être plus ou moins différent, dans sa forme et dans sa structure, selon les espèces; on le reconnaît cependant parce que, chez tous ces animaux, il occupe la même place dans l'organisme, et parce qu'il est toujours dans les mêmes relations et présente toujours les mêmes connexions avec d'autres éléments anatomiques clairement identifiés. Tel est le *principe d'homologie*, énoncé par Étienne Geoffroy St-Hilaire (1772-1844) qui, en même temps que Cuvier, fonda l'Anatomie comparée au début du XIX^e siècle. On qualifie d'homologues des organes qui, n'ayant pas la même apparence, le même rôle, n'étant pas utilisés de la même façon, sont cependant le même organe sous des aspects différents. Ainsi, la patte du Cheval, l'aile des Chauves-Souris, la nageoire de la Baleine ou du Dauphin, sont des organes homologues; de même, l'os canon de la patte du Cheval est homologue du 3^e métacarpien de la main humaine.

Des organes homologues - nous l'avons vu pour les différentes parties de l'encéphale - se forment à partir des mêmes ébauches de l'embryon, ébauches se trouvant à la même place mais évoluant différemment au cours du développement embryonnaire. Les animaux chez lesquels on trouve des organes homologues appartiennent à des espèces apparentées; ayant même origine, ces espèces ont acquis leurs différences en se transformant. La longue histoire de la transformation progressive des espèces est l'Évolution.

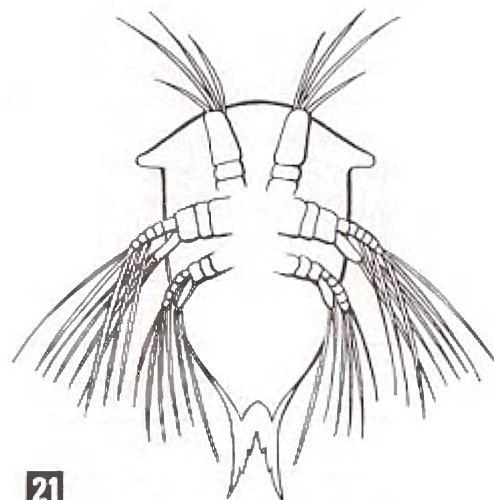
ORGANES RUDIMENTAIRES

On appelle ainsi des organes de petite taille, incomplets et apparemment sans utilité, existant chez de nombreux animaux. Ce sont les vestiges d'organes qui ont été complètement développés dans le passé, telle est la seule explication de leur présence; ils témoignent donc pour l'Évolution.

Sont organes rudimentaires les stylets de la patte du Cheval (figures, page 346), vestiges de deux doigts qui existaient autrefois et dont la Paléontologie nous fait connaître la réduction progressive pendant les derniers 70 millions d'années (chapitre 26). Autre exemple : le bassin et le fémur de la Baleine, réduits à de petits os contenus à l'intérieur du corps; ils représentent les pattes postérieures, bien développées chez les ancêtres des Cétacés, et aujourd'hui inexistantes. Chez l'Homme,



Crabe parasité par une Sacculine. En rouge, corps de la Sacculine et filaments ramifiés dans tout l'organisme du Crabe.



Larve nauplius de Sacculine (x 100 environ).

le coccyx est un os situé à l'extrémité inférieure de la colonne vertébrale; formé de 4 vertèbres atrophiées (voir le cours de Troisième sur le squelette), il constitue tout ce qui reste de la partie de colonne vertébrale contenue dans la queue (celle-ci existait chez les Mammifères primitifs dont l'Homme est le descendant). La Taupe, animal aveugle menant une vie souterraine, possède des yeux très petits presque complètement cachés sous la peau, vestiges des yeux normaux qui existaient chez les ancêtres non aveugles de la Taupe; ce sont aussi des organes rudimentaires.

UN FAIT DE PARASITISME

La Sacculine est à l'état adulte une masse charnue, sorte de sac gris rosé situé sous l'abdomen de certains Crabes (voir cours de 1^{re} D, figure 11, page 381), qui envoie des prolongements fins et ramifiés dans tout le corps 20. Ces filaments constituent des suçoirs permettant à la Sacculine de se nourrir aux dépens des tissus du Crabe (qui subit d'ailleurs, sous l'influence du parasite, des modifications importantes).

Lorsque la Sacculine est sous cette forme, il est impossible de savoir à quel groupe d'animaux elle appartient. Mais le sac qui constitue le parasite contient des gamètes; il possède un orifice par lequel sortent les œufs qui donnent naissance à des larves du type appelé *nauplius* 21, type larvaire commun à de nombreux Crustacés. Le nauplius vit libre dans la mer, puis se transforme en une larve de forme différente, caractéristique des Crustacés fixés tels que les Balanes (voir cours de 1^{re} D, page 256). Cette larve se fixe ensuite à un Crabe, dans lequel pénètre l'ensemble de ses cellules, et se transforme en Sacculine.

On sait ainsi que la Sacculine est un Crustacé du même groupe que les Balanes, bien qu'à l'état adulte elle ne leur ressemble nullement. Sans doute dérive-t-elle d'une forme libre¹ de Crustacé qui s'est profondément transformée - à une époque géologique inconnue mais sans doute lointaine - alors que son mode de vie changeait puisque d'indépendante elle devenait parasite. Le cas de la Sacculine - qui est aussi celui de nombreux parasites, principalement des Crustacés - ne peut être compris qu'en admettant le transformisme, c'est-à-dire la transformation progressive des espèces (ou Évolution).

1. Libre signifie ici non parasite.

24. De l'apparition de la vie à la conquête du milieu aérien

L'évolutionnisme postule que le visage du monde vivant a *changé* graduellement au cours des temps géologiques. Or, c'est bien ce que nous enseigne la *Paléontologie*, qui montre que l'ère primaire possède une faune très différente de la faune actuelle: c'est pourquoi on l'appelle aussi ère *paléozoïque* (grec : *palaïos*, ancien et *zôon*, animal). L'ère tertiaire, au contraire, dont la faune est voisine de la faune actuelle, mérite le qualificatif de *cénozoïque* (*kainos*, récent). Entre les deux, une faune intermédiaire caractérise l'ère secondaire ou *mésozoïque* (*mésos*, au milieu de).

L'ère paléozoïque commence avec l'époque cambrienne datée d'environ — 600 millions d'années et caractérisée par une faune riche et variée. On a cru, au siècle dernier, que cette faune était la première et on l'a dite « *primordiale* ». Les temps précambriens - qui s'étendent sur 4 milliards d'années - étaient dits *azoïques* (*a*, privatif). Depuis, on y a trouvé des traces de vie, et le Précambrien est devenu l'ère *cryptozoïque* (*kruptos* : caché), parce que la vie y est malaisée à reconnaître.

Si les mers cambriennes grouillent de vie, un silence absolu plane sur les continents livrés au seul règne minéral. Ce n'est qu'à la fin du Silurien que végétaux d'abord, puis animaux se risqueront à conquérir les terres émergées.

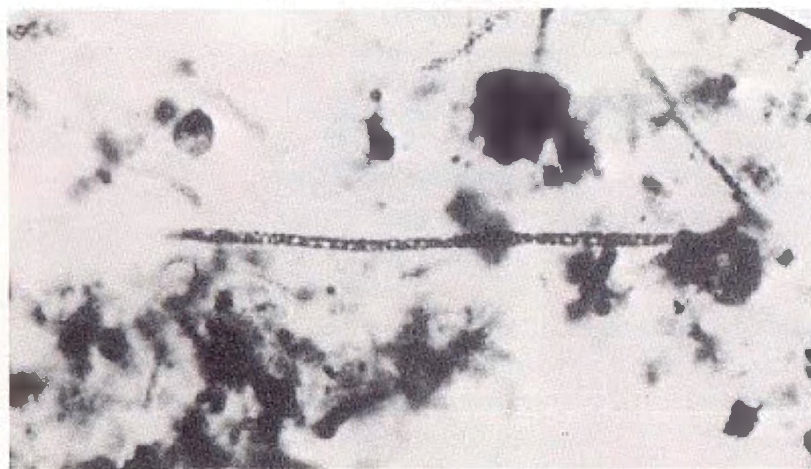
ÈRES	PÉRIODES		DURÉE en millions d'années	
QUATERNAIRE			1 à 2	
TERTIAIRE (Cénozoïque)	Pliocène	Néogène	24	—25
	Miocène			
	Oligocène Éocène	Nummulitique	45	
SECONDAIRE (Mésozoïque)	Crétacé		65	—70
	Jurassique	supérieur et moyen inférieur (Lias)	45	—135
	Trias		45	—180
	Permien		45	—225
	Carbonifère		80	—270
PRIMAIRE (Paléozoïque)	Dévonien		50	—350
	Ordovicien + Silurien		100	—400
	Cambrien		100	—500
				—600
PRÉCAMBRIEN (Cryptozoïque)			4400	—5000

DIVISION DES TEMPS GÉOLOGIQUES



2

1



1 OBSERVATION D'UN DOCUMENT PRÉCAMBRIEN

La figure 1 représente une lame mince effectuée dans un silex de l'Ontario, vieux de plus d'un milliard d'années. Les taches sombres de la photographie (dont la couleur réelle est brune) sont attribuées à de la matière organique. Comment a pu prendre naissance cette matière organique? Discutez les conclusions qu'on en peut tirer.

Remarquez au centre, allongée de haut en bas, une baguette noire et blanche. On pense

qu'il s'agit d'une Algue. Reprenez vos conclusions précédentes à la lumière de ce fait nouveau. Cela vous permet-il d'éliminer certaines des hypothèses que vous aviez formulées ou, au contraire, vos conclusions sont-elles plus incertaines?

2 OBSERVATION DE FOSSILES PRIMAIRES OU A DÉFAUT DE LEURS PHOTOGRAPHIES

- La figure 2 montre un **Trilobite** vu par sa face dorsale. Décrivez cet animal, aussi précisément que possible, soit d'après la photo, soit, mieux, sur échantillon. Analysez l'étymologie de son nom et efforcez-vous d'en comprendre l'origine. Cet animal ressemble-t-il à des êtres vivants actuels? Si oui, lesquels? Où le classeriez-vous? et pourquoi?

- Regardez, maintenant, des échantillons de **Graptolites** ou la figure 3. Justifiez leur nom. Puis essayez de dire ce que peuvent représenter ces mystérieuses traces: animaux, végétaux...? Même si vous restez indécis et si vos souvenirs de quatrième ne vous viennent pas en aide, décrivez ces empreintes minutieusement. Remarquez les denticulations qui les ornent. Existente-elles sur une face ou sur les deux? Éventuellement donnez une réponse séparée pour chaque échantillon. Que peuvent représenter ces dents?

- Regardez la figure 4. Elle représente un fragment du tronc d'un arbre de la forêt houillère: le **Lépidodendron** (vous avez vu, en quatrième, que la houille provenait de la fermentation des débris d'une forêt). Dessinez ce fragment. Puis voyez la figure 23 p. 317 pour inscrire votre légende. Vous remarquez que ce tronc porte des cicatrices de feuilles. Connaissez-vous, dans la nature actuelle, des arbres dont le tronc porte de telles cicatrices? Faites pour la figure 5, représentant une **sigillaire**, le même exercice que précédemment, en consultant la figure 24 p. 317. Regardez ce tronc de **Calamites** 6. Dessinez-le. Puis, en vous reportant à la figure 25, expliquez quel élément de la plante il représente.



3



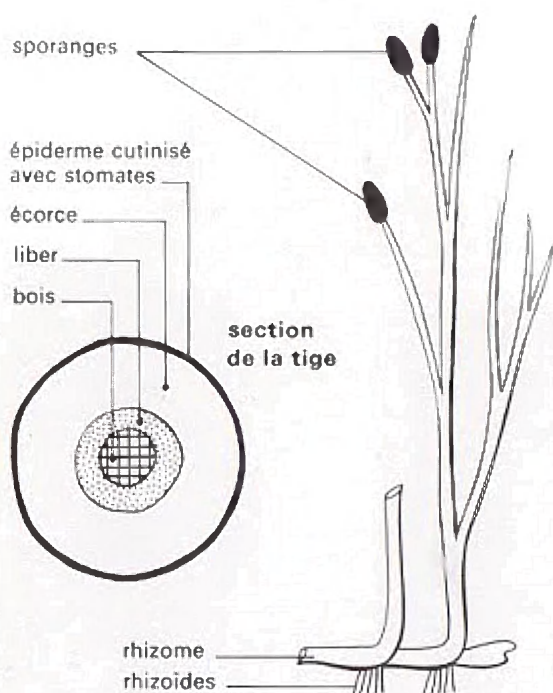
6



4



5



RHYNIA 7

11

3 TROIS AUTRES EXERCICES SE RAPPORTANT A DES FOSSILES PRIMAIRES

● **Rhynia** est une plante qui vivait au Dévonien et dont voici la représentation schématisée, d'après les restes qu'on a recueillis 7. Décrivez-la. Remarquez les sporanges. Quelles plantes actuelles portent des sporanges ? Voyez la section de la tige : elle contient des tissus conducteurs. Chez quelles plantes actuelles en est-il de même ? Pouvez-vous dire à quel groupe botanique appartenait *Rhynia* ? A votre avis, cette plante vivait-elle dans l'eau ou sur terre ? Justifiez votre réponse. (Regardez attentivement la légende de la figure.)

● Observez ces deux poissons des eaux douces dévoniennes 8. Ils ont un cachet commun qui les distingue des poissons actuels. Lequel ? Remarquez que l'un d'eux n'a pas de mâchoire. Connaissez-vous un poisson actuel, lui aussi dépourvu de mâchoires, et dont la bouche est un simple trou circulaire ? Regardez l'autre poisson et comparez-le au précédent.

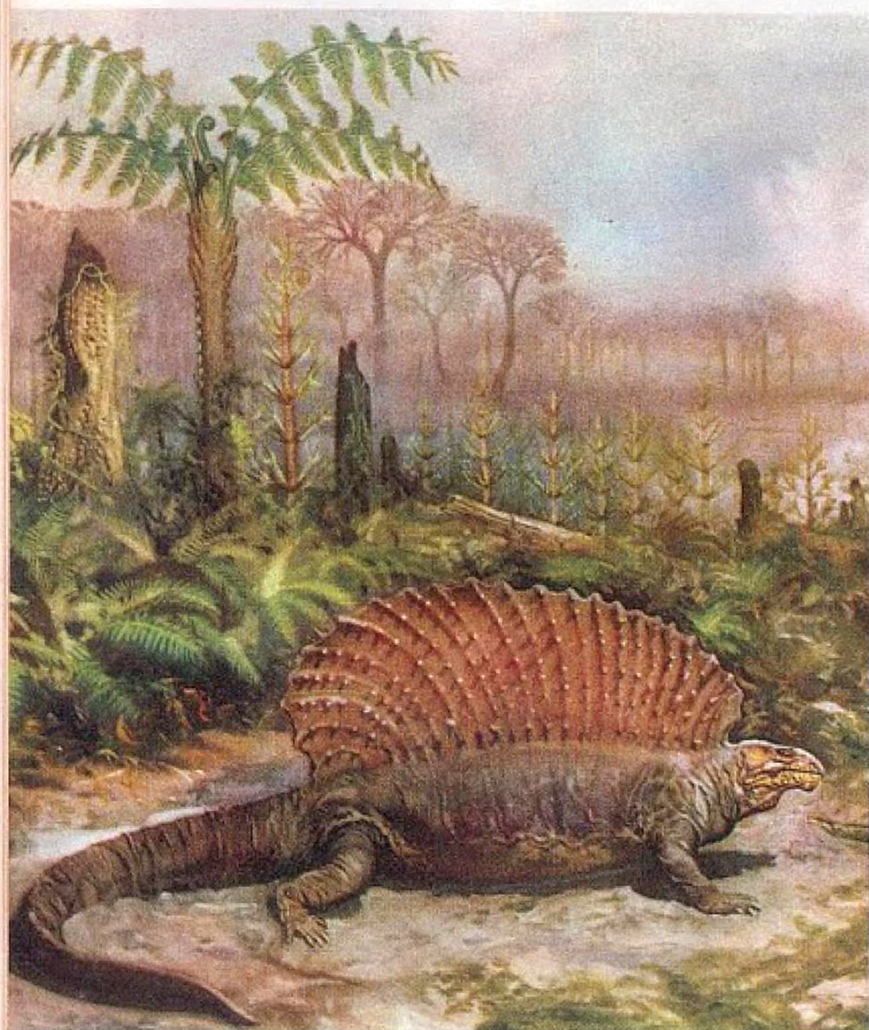
● Voici 9 le membre antérieur d'un poisson Crossoptérygien et celui d'un Batracien du milieu de l'ère primaire. En grisé, on a représenté les os attachant le membre au tronc (ceinture scapulaire), en blanc les os du membre proprement dit. Désignez sur ces croquis l'humérus, le radius et le cubitus des deux animaux.

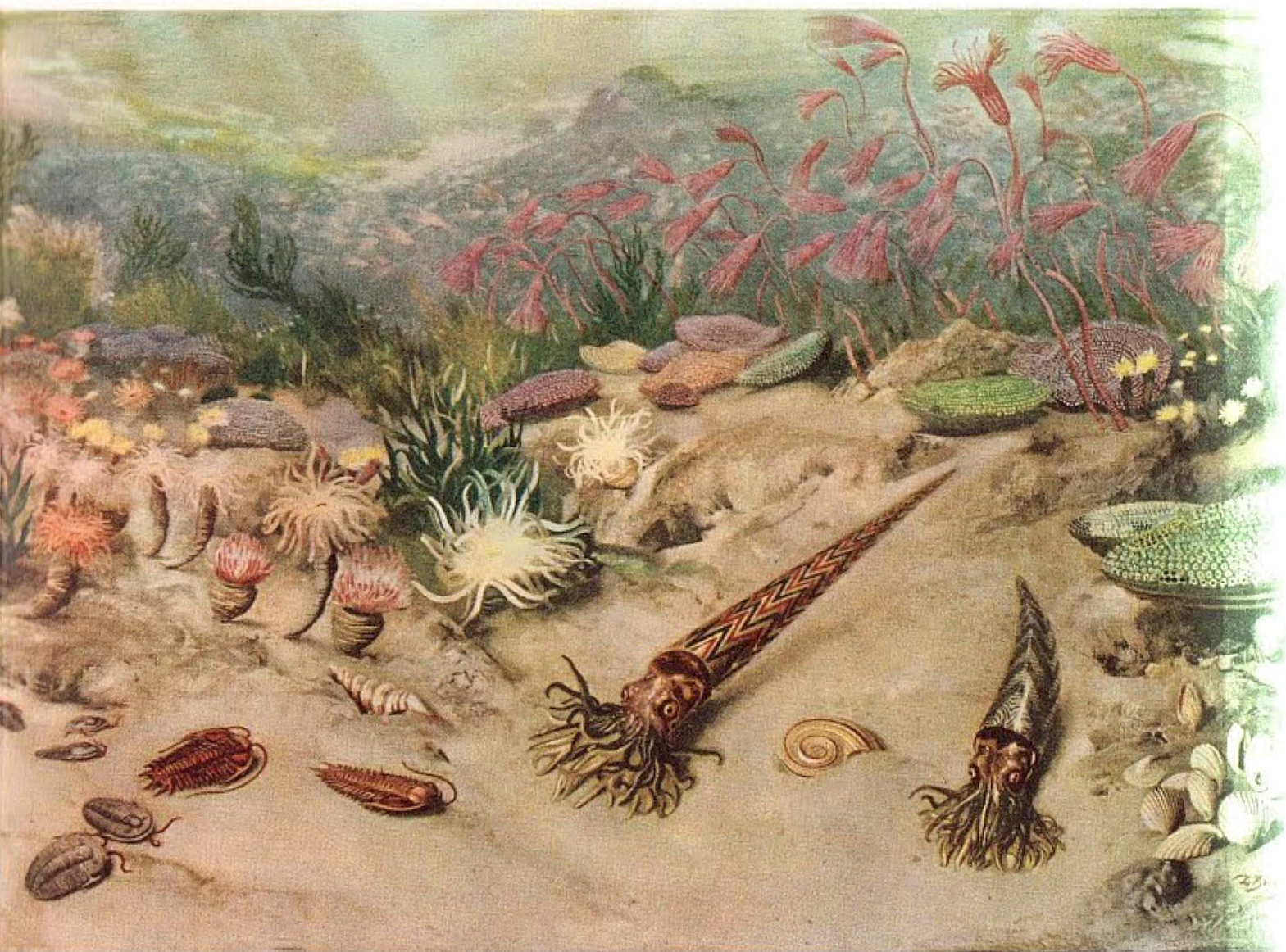
4 OBSERVATION DE DEUX PAYSAGES PRIMAIRES

Les figures 10 et 11 représentent deux paysages primaires, l'un du Silurien, l'autre du Carbonifère. Examinez-les attentivement : ils contiennent de très nombreux détails.

La figure 10 est une reconstitution d'un fond de mer silurien. Essayez de reconnaître les animaux qui le peuplent. Recherchez des *Trilobites*. *Orthoceras* est un Céphalopode nautiloïde ; repérez-le. *Cyrtoceras* est une forme voisine, à coquille légèrement courbée, facile à repérer.

La gouache figure aussi des Coralliaires ; les uns en « colonies » comme le corail rouge actuel (mais la colonie est de forme bien différente), les autres isolés, comme les

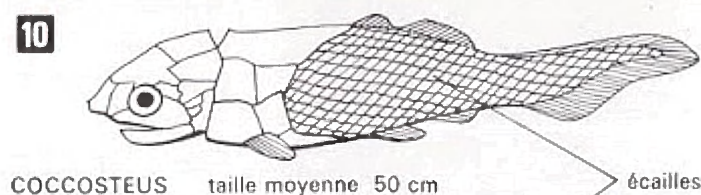




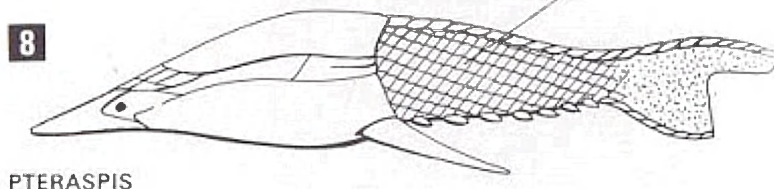
Anémones de mer (mais ayant un squelette). Les Crinoïdes sont des Échinodermes auxquels leur forme a valu le nom de « lis de mer ». Les voyez-vous ? Cherchez les deux coquilles vides de Gastéropodes, et repérez les Brachiopodes (ils ressemblent aux Mollusques bivalves par leur coquille mais leur anatomie est différente). Les végétaux verts du fond sont des Algues.

● La figure 11 représente un marécage du Carbonifère supérieur. En vous aidant des figures 23 et 25 p. 317 repérez *Calamites* et *Lépidodendrons*. Pourquoi les plantes du second plan peuvent-elles être aussi bien des Ptéridospermées que des Fougères ? (Voir page 318). A quelle classe appartient le Vertébré du premier plan ? Cet animal se nomme *Edaphosaurus*. L'étymologie de ce mot confirme-t-elle votre réponse ?

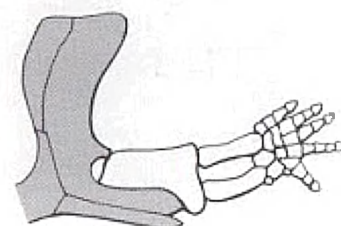
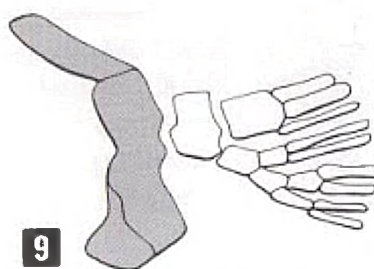
10

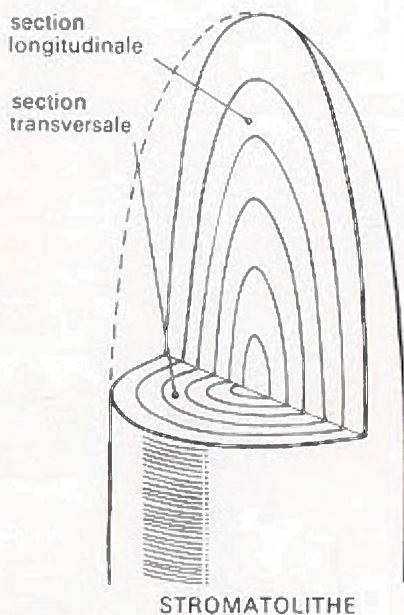


8



9





12

Section longitudinale de Stromatolithe.

1 APPARITION DE LA VIE

Les documents précambriens sont difficiles à interpréter pour deux raisons :

- les dépôts de cette époque sont le plus souvent métamorphisés et les fossiles qu'ils renferment sont déformés;
- les êtres primitifs sont de structure simple et leurs restes se confondent fréquemment avec des formations minérales, d'où les multiples remises en question des productions attribuées à des êtres vivants.

Les déceptions qui suivirent ces révisions ont rendu les savants très prudents : tout vestige prétendu est examiné avec circonspection. Cependant on dispose aujourd'hui de méthodes permettant de reconnaître les êtres vivants, notamment celles utilisant les isotopes du carbone.

Des 5 isotopes du C (C^{10} , C^{11} , C^{12} , C^{13} , C^{14}), seuls C^{13} et C^{12} sont stables ; les autres, radioactifs, disparaissent rapidement. Or, le rapport C^{12}/C^{13} est inférieur à 0,9 dans l'eau de mer et supérieur à 0,9 dans les tissus animaux et végétaux. On a pu démontrer qu'il en était de même au cours des temps géologiques.

Les plus anciennes productions organiques reconnues sont des masses calcaires de forme variable, nommées *stromatolithes* et qu'on attribue à l'activité de Bactéries et de Cyanophycées. On en connaît en Rhodésie dont l'âge dépasse 2500 millions d'années.

De temps plus récents (—2000 à —1000 millions d'années), on connaît en Finlande une anthracite (nommée *shungite*) dont l'origine organique est attestée par un rapport C^{12}/C^{13} élevé.

Un schiste de même âge (1700 millions d'années) et de même provenance contient des sacs aplatis à paroi charbonneuse. L'Ontario a fourni, dans un silex, des Algues (peut-être aussi des Champignons inférieurs). La fin du Précambrien (—1000 à —600 millions d'années) voit se multiplier les stromatolithes 12 qui forment de véritables récifs. Les Protozoaires (animaux unicellulaires) sont apparus depuis longtemps déjà. A l'approche du Cambrien les animaux pluricellulaires (Métazoaires) : Annélides, Brachiopodes, peut-être Méduses, les rejoignent.

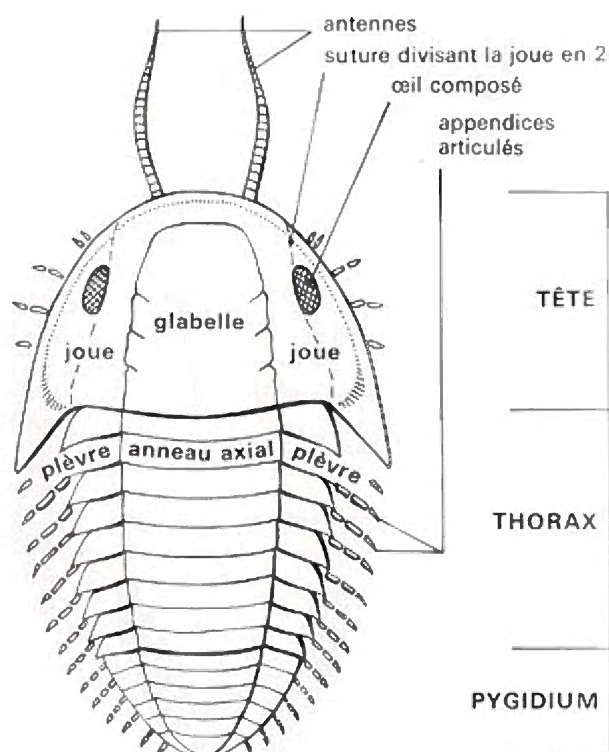
2 CAMBRIEN ET PEUPLEMENT DU LITTORAL

Les mers cambriennes contiennent des représentants de tous les embranchements d'animaux, à l'exception de celui des Vertébrés. Plus de 1500 espèces d'Invertébrés marins ont été dénombrées. Le plancton, qui semblait dominer au Précambrien, est encore bien représenté, surtout par les Radiolaires et les Méduses. Mais dès le début de l'époque, les fonds littoraux sont envahis par une faune d'Éponges, de Vers, d'Échinodermes, de Brachiopodes, de Mollusques et d'Arthropodes (Trilobites, Crustacés). D'après l'abondance relative des espèces retrouvées, ce sont les Trilobites (60% des espèces) et les Brachiopodes (30%) qui dominent.

- Les **Trilobites** sont des Arthropodes qui doivent leur nom au fait que leur corps présentait 3 parties, aussi bien dans le sens de la longueur que dans celui de la largeur. De l'avant à l'arrière, en effet, on reconnaît : **13** une tête, un thorax et un pygidium, chacun divisé en un lobe médian et deux lobes latéraux. La tête portait une paire d'antennes et plusieurs autres paires d'appendices visibles sur la face ventrale **14**, ainsi qu'une paire d'yeux composés. Le thorax, constitué de segments libres, et le pygidium, fait d'anneaux soudés, portaient des appendices locomoteurs et respiratoires.

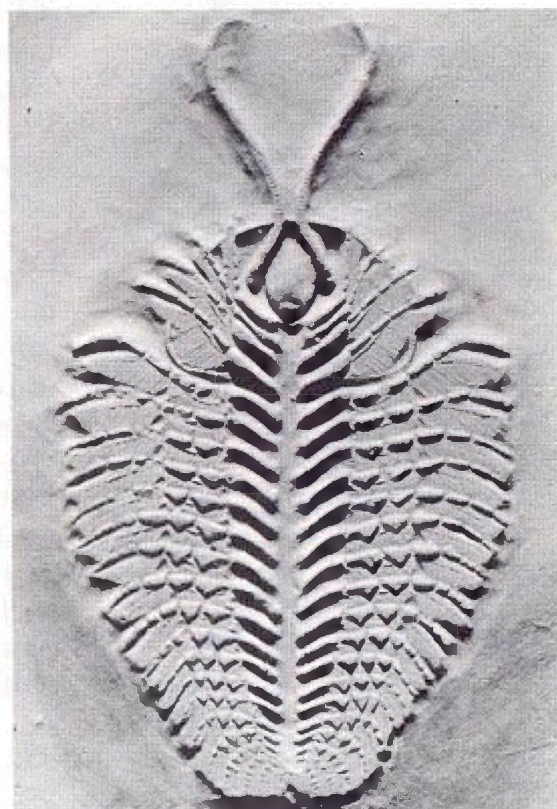
Les Trilobites peuplaient les fonds de vase ou de sable. Quelques-uns avaient la possibilité de s'enrouler à la façon des Cloportes. Par l'abondance de leurs espèces, les Trilobites fournissent d'excellents fossiles stratigraphiques pendant toute l'ère primaire.

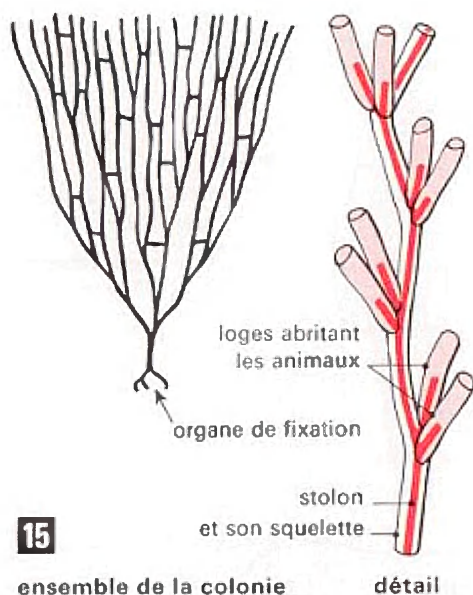
- Les **Brachiopodes** constituent un embranchement d'animaux marins pourvus, comme les Lamellibranches, de 2 valves. Ils s'en distinguent parce que les valves sont dorsale et ventrale (et non droite et gauche), et que le corps porte 2 bras spiralés (d'où leur nom; du grec *brakhion* : bras). Au Cambrien vivent des Brachiopodes inarticulés (leurs valves ne sont pas réunies par une charnière) parmi lesquels des Lingulacés, déjà semblables aux Lingules qui vivent encore actuellement en mer de Chine. Les Lingulacés fournissent un bel exemple d'un type d'organisation resté inchangé pendant 600 millions d'années.



13 Trilobite face dorsale.

14 Trilobite face ventrale.





● A la fin du Cambrien apparaît le groupe des **Graptolites**, qui s'épanouit à l'Ordovicien et au Silurien et y fournit d'excellents fossiles stratigraphiques. Les Graptolites sont connus par des empreintes trouvées, le plus souvent, sur des schistes et comparées à des caractères d'écriture - d'où le nom (*graptos* : gravé).

Les Graptolites étaient de minuscules organismes, situés dans des *loges* (= thèques) et groupés en *colonies*, dont tous les individus communiquaient par un système continu de tubes ou stolons d'une trentaine de microns de diamètre. Le squelette était fait de chitine.

Certaines colonies de forme arborescente **15** étaient fixées, soit au fond, soit sur des Algues. D'autres, rectilignes, flottaient **16**. Parfois les colonies étaient groupées en une colonie de colonies, avec flotteur commun et organes reproducteurs.

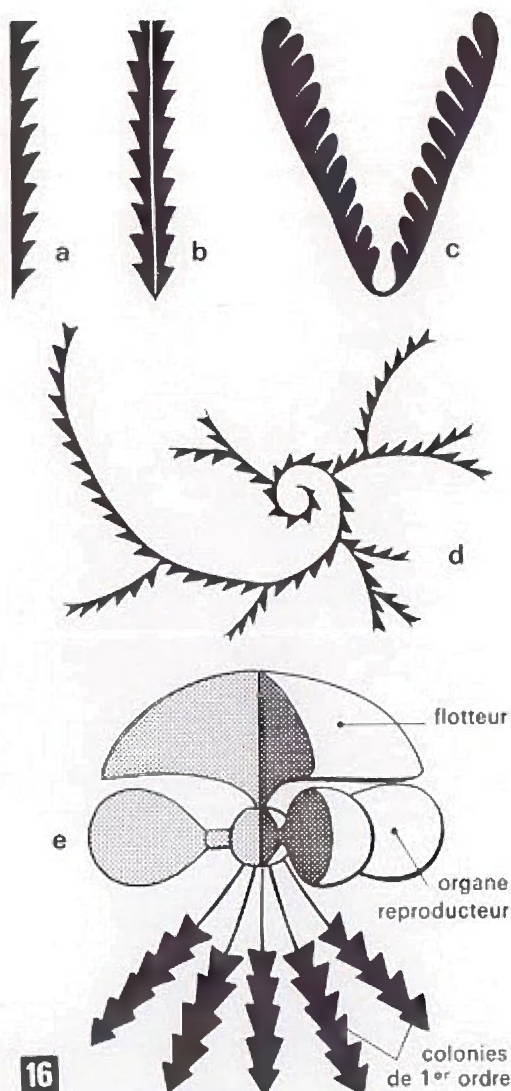
On a longtemps hésité sur la position systématique des Graptolites. Aujourd'hui, grâce à des exemplaires remarquablement conservés de schistes siluriens de Pologne, on les range dans l'embranchement des *Stomocordés*. Ceux-ci sont considérés comme l'un des groupes les plus hautement organisés des Invertébrés à cause de la présence de fentes branchiales et d'un système nerveux apparenté à celui des Vertébrés (voir page 381).

3 LE DÉVONIEN ET LA CONQUÊTE DES CONTINENTS

Au Dévonien, couvrant l'Angleterre et la Scandinavie notamment, s'étendait sur l'Europe du nord le *continent des vieux grès rouges*¹ **17**. Sans doute même, à travers l'Atlantique et le Groenland, ce continent se poursuivait-il jusqu'au Canada.

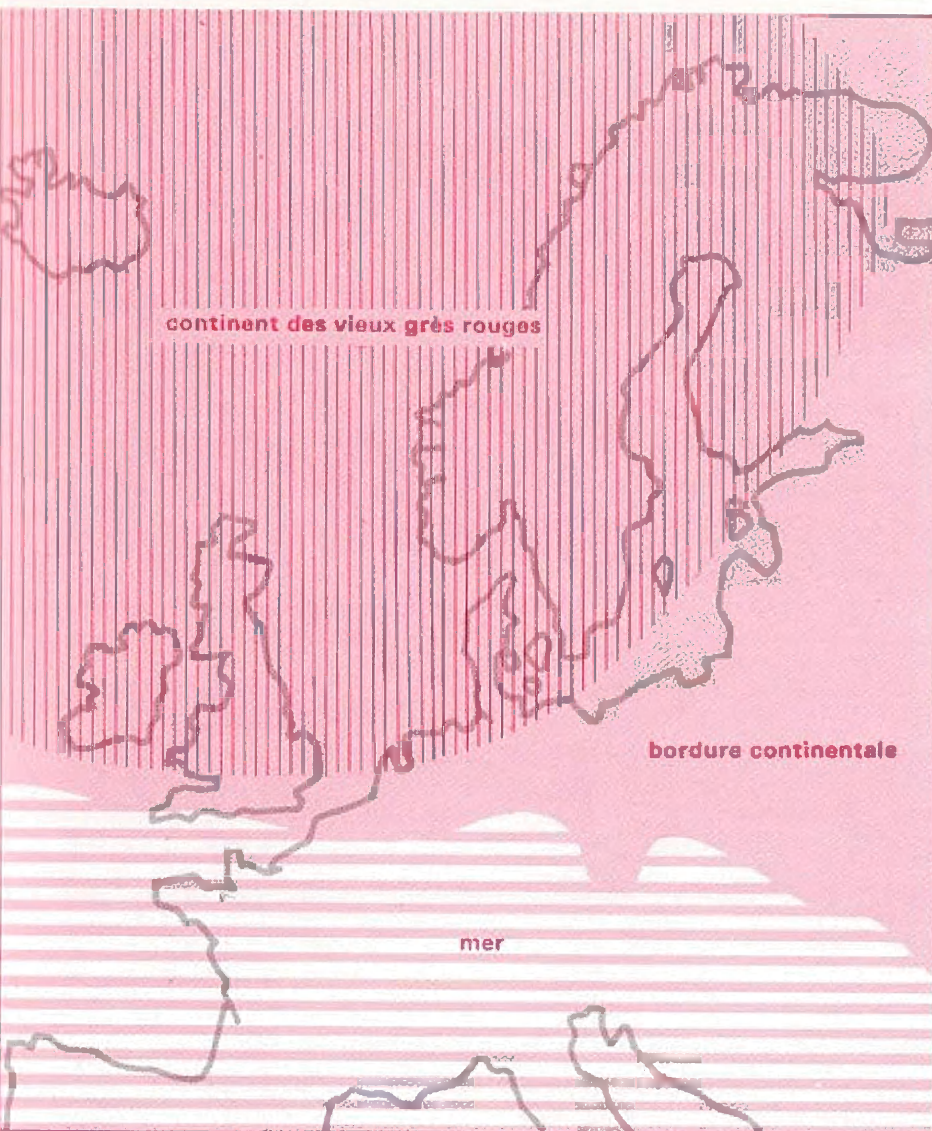
A la surface de cette immense terre, des lacs temporaires abritent les premiers Vertébrés d'eau douce, tandis que les végétaux colonisent la terre ferme : il fallait bien que le premier être aérien fût autotrophe.

La flore terrestre dévonienne est connue par la découverte d'une ancienne tourbière, faite à Rhynie (Écosse). Par la présence de vaisseaux conducteurs et de sporanges, les plantes fossiles récoltées, nommées **Psilophytales**, se rangent parmi les *Cryptogames vasculaires*. Elles se distinguent cependant de nos Fougères par une moindre différenciation de l'appareil végétatif : les racines manquent encore ; les feuilles, quand elles existent, sont réduites à des écailles. Les genres *Rhinia* (figure **7** p. 310) et *Psilophyton* **18** en sont les représentants les plus connus.



a, b, c, d : diverses formes de colonies simples
e : colonie de second ordre avec flotteur

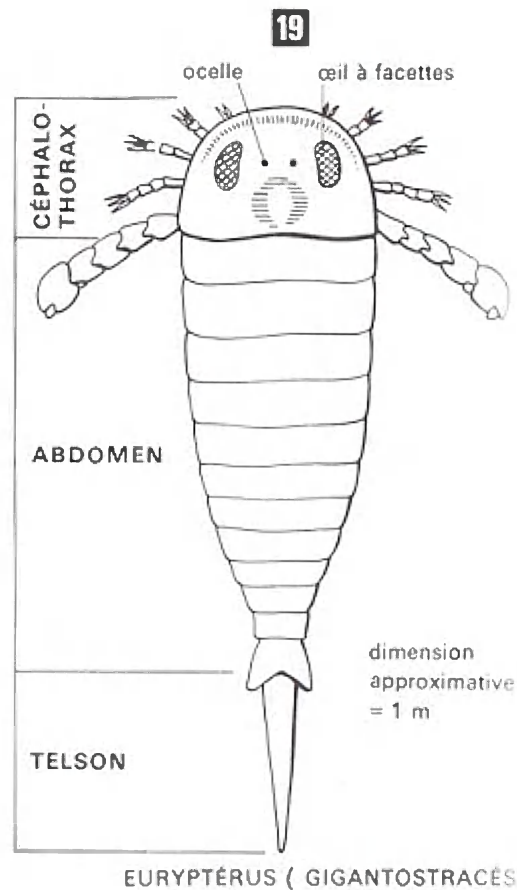
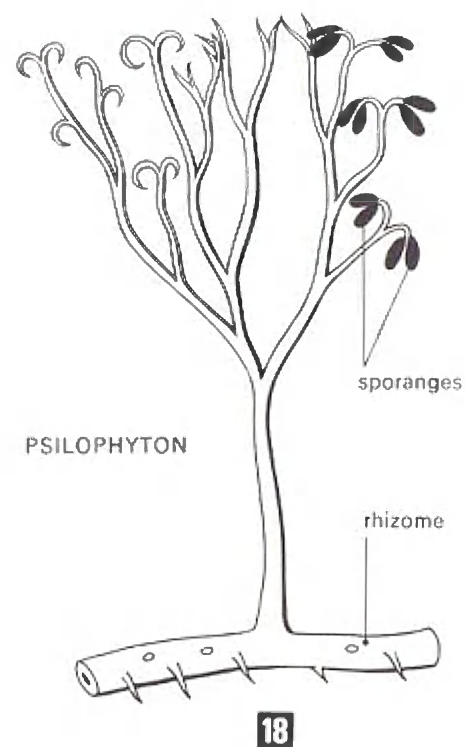
1. L'adjectif « vieux » vient de ce qu'au Permien s'est développé une formation semblable qu'on distingue de la précédente en la qualifiant de « nouveau grès rouge ».



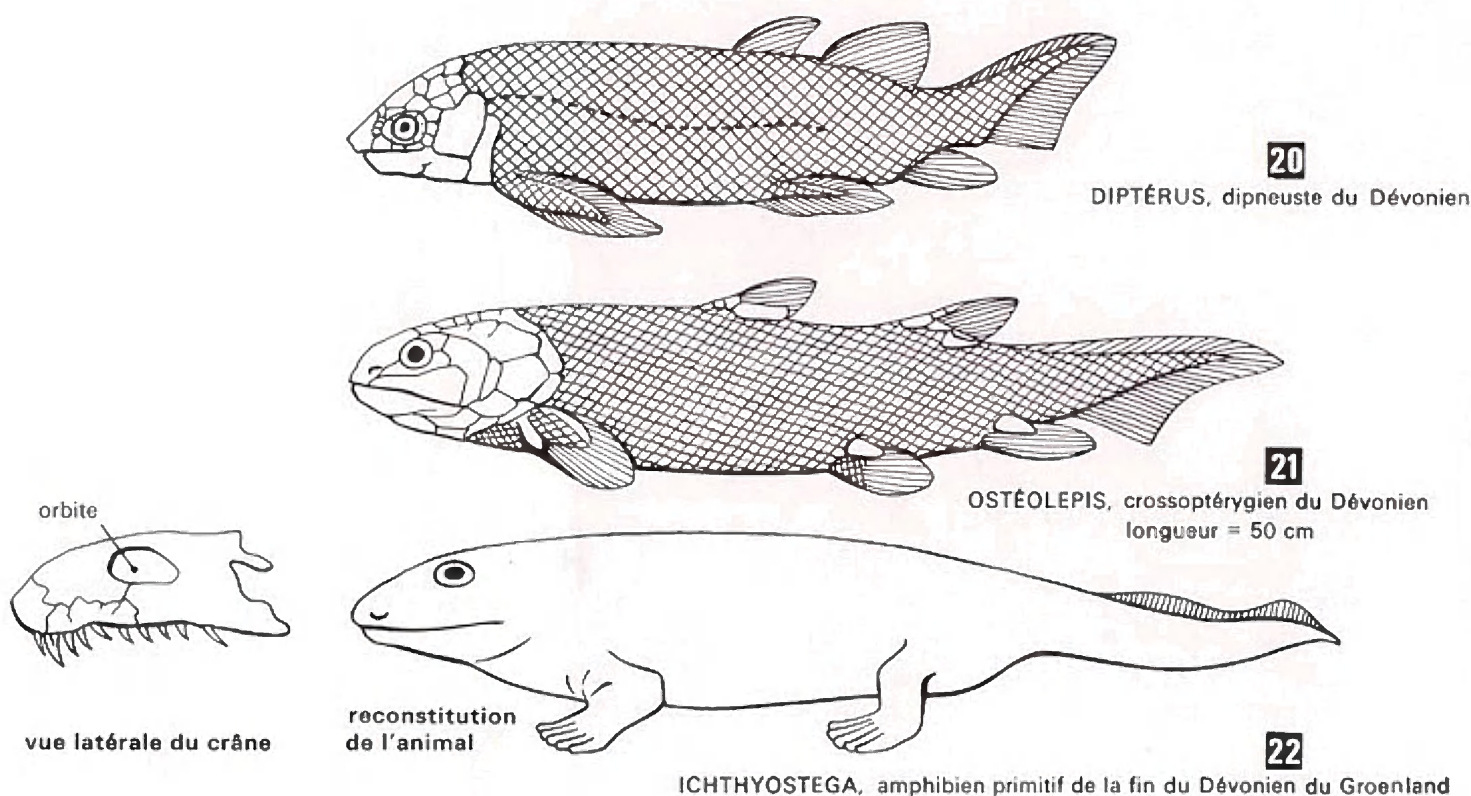
On pense que les Psilophytales vivaient dans l'eau et que la partie supérieure seule, portant les sporanges, émergeait.

Les Invertébrés sont représentés par des **Gigantostacés**, Arthropodes géants (certains atteignent 2 m) dont les premiers appendices sont une paire de chélicères. Ils étaient de redoutables carnassiers **19**.

En ce qui concerne les Vertébrés, le Dévonien est caractérisé par l'abondance de poissons protégés par une carapace osseuse, située dans la profondeur de la peau et recouvrant la tête et le thorax : les **Poissons cuirassés**. Ceux-ci ne forment pas un ensemble homogène, mais 2 groupes distincts : *Ostracodermes* et *Placodermes*. Les premiers, par la simplicité de leur organisation et, particulièrement, l'absence de mâchoires, sont, comme les Lamproies actuelles, des *Agnathes* (page 300). La plupart sont également dépourvus de nageoires paires. Ex : *Pteraspis* (figure **8** p. 311). Les Placodermes montrent une organisation plus complexe : ils possèdent des mâchoires, ce sont des *Gnathostomes* (stoma : bouche). Ex. : *Coccosteus* (figure **8**).



EURYPÉTERUS (GIGANTOSTACÉS)



En dehors d'autres poissons annonçant les groupes actuellement les plus communs, on trouve quelques formes particulièrement intéressantes par leur possibilité de vivre hors de l'eau : *Dipneustes* et *Crossoptérygiens*.

Les **Dipneustes** sont aujourd'hui représentés par plusieurs genres, dont *Neoceratodus* des rivières australiennes. Pendant la saison sèche, il s'enferme dans la boue où sa vessie natatoire fait office de poumon et lui permet de respirer. *Dipterus* 20 du Dévonien n'est guère différent de *Neoceratodus*. Les **Crossoptérygiens** sont plus remarquables encore car ils « annoncent » les Vertébrés terrestres ou Tétrapodes (grec *tettarès* : quatre, *podos* : pied). La fosse nasale des Crossoptérygiens (du moins de certains Crossoptérygiens, voir p. 321), comme celle des Tétrapodes, communique avec la bouche par un orifice (= narine interne = *choane*), ce qui laisse supposer que ces animaux possédaient des poumons. Quand les lacs s'asséchaient, ils pouvaient survivre grâce à leur respiration pulmonaire. Leur nageoire paire rappelle aussi le membre des Tétrapodes (figure 9 p. 311). *Osteolepis* 21 en est un représentant typique.

A la fin du Dévonien, alors que les poissons cuirassés se sont éteints, apparaît le premier Batracien : l'*Ichthyostega* 22 découvert en 1931 au Groenland.

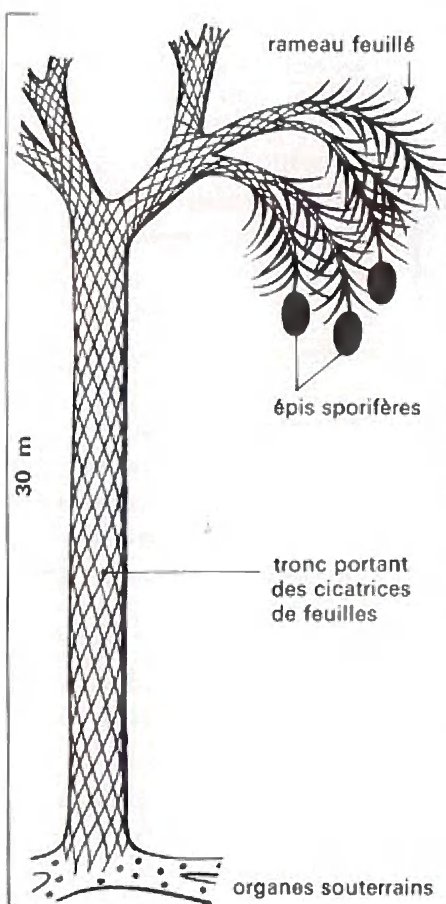
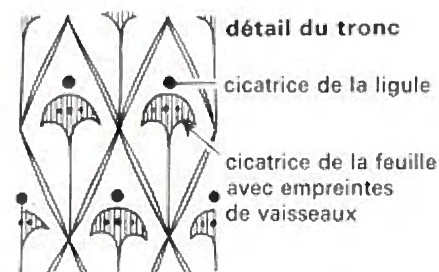
Ses membres pairs sont de véritables pattes : c'est un *Tétrapode*. Cependant, curieusement, sa queue porte une nageoire, comme chez les Poissons. La réunion de caractères appartenant, aujourd'hui, les uns aux Poissons, les autres aux Batraciens, en fait une forme *intermédiaire* ou *composite*. Un appareil auditif, constitué par une ligne latérale, donne à penser qu'il vivait dans l'eau. Sans doute *Ichthyostega* ne gagnait-il la terre ferme que pour chercher un nouveau lac quand la mare où il vivait venait à s'assécher. C'est au cours de ces voyages qu'il s'accoutuma à la vie terrestre, d'autant que le continent était déjà peuplé de plantes et d'insectes constituant des proies faciles.

4 CARBONIFÈRE ET FLORE HOUILLÈRE

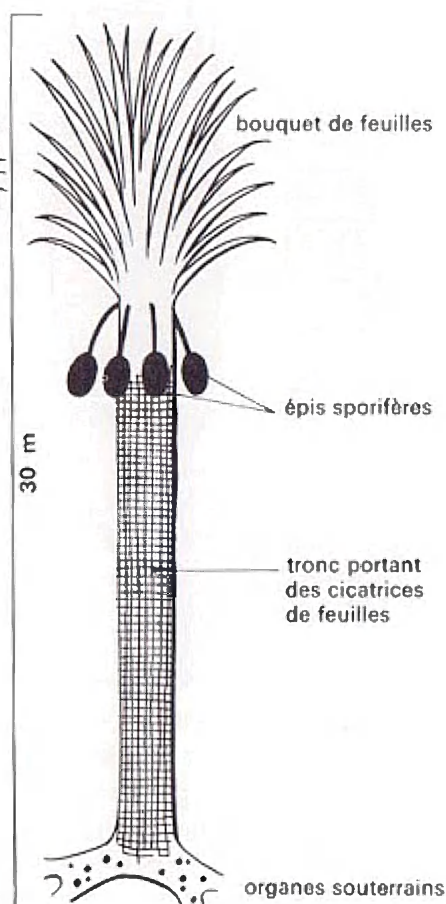
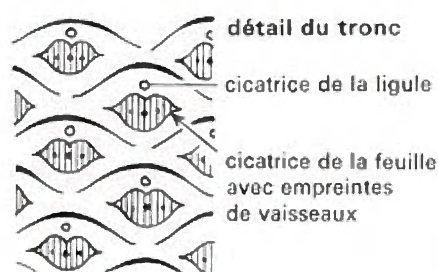
Au Carbonifère, la sortie des eaux, minutieusement « préparée » au Dévonien, se réalise pleinement. Le Carbonifère est, comme son nom l'indique, la période de la *houille*, qui, vous le savez, fut le résultat de l'enfouissement d'une abondante végétation. La flore houillère, très exubérante, est surtout constituée de Cryptogames vasculaires :

- *Lycopodiales* : **Lépidodendrons** et **Sigillaires** qui sont les premiers arbres de la terre 23 et 24 ;
- *Équisétales* : **Calamites**, sortes de Prêles géantes 25 ;
- *Filicales* ou Fougères dont les feuilles montrent une extrême variété de formes.

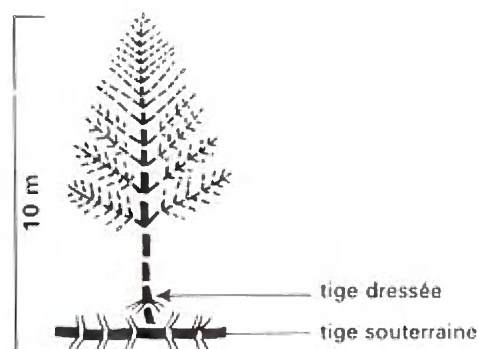
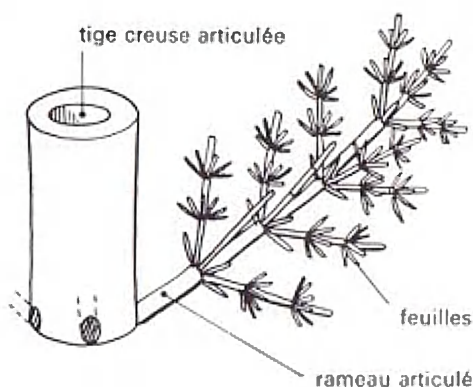
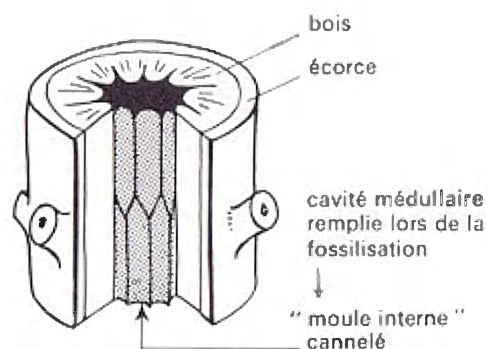
LÉPIDODENDRON 23



SIGILLAIRE 24



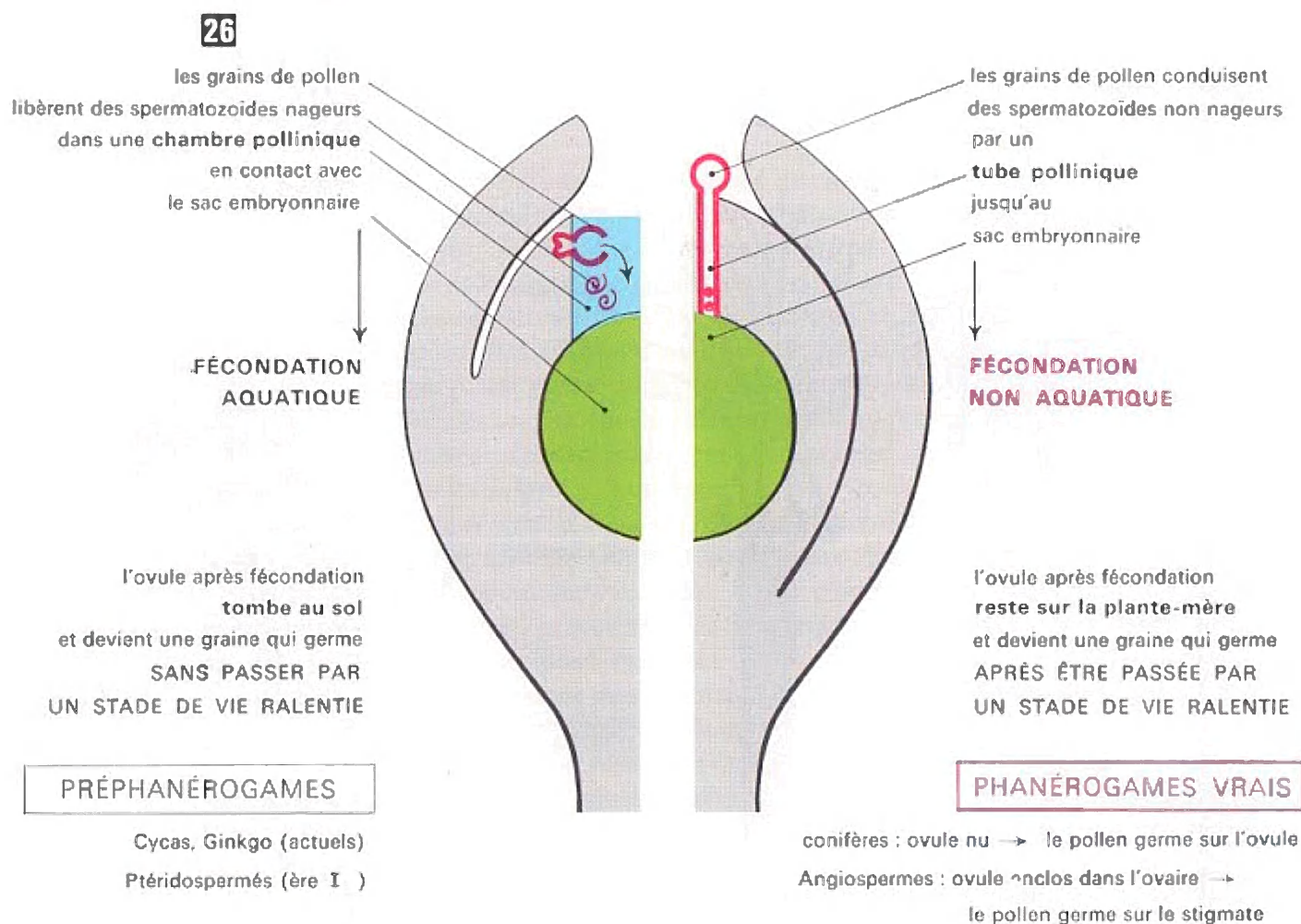
CALAMITE 25



Cependant, le Carbonifère voit apparaître les premières **Spermaphytes**, longtemps confondues avec les Fougères, parce que leurs feuilles étaient semblables et nommées pour cette raison « Fougères à graines » ou *Ptéridospermées* (grec : *ptéris* : fougère, *sperma* : semence, graine). La présence d'une chambre pollinique et l'absence de stade de vie ralentie pour la graine font classer les Ptéridospermées dans les **Préspermaphytes** (ou Préphanérogames, 26 et tableau de la page 380). Par leurs caractères rappelant, d'une part, ceux des Cryptogames vasculaires et, d'autre part, ceux des Spermaphytes, ces êtres sont des *formes composites*.

Les Amphibiens se multiplient et se diversifient mais semblent « hésiter » encore à abandonner définitivement les eaux pour la terre. Au Carbonifère apparaissent les premiers Reptiles, eux aussi d'abord aquatiques. L'Amérique du Nord en a fourni des exemplaires bien conservés. C'étaient des animaux massifs dont la taille oscillait autour de 1 m.

Dans les airs vivent des Insectes géants. On a trouvé, à Commeny, une Libellule de 60 cm d'envergure. D'autres insectes vivent au sol.



1 ORIGINE DE LA VIE

La Paléontologie nous apprend que la vie est apparue voici quelque trois milliards d'années, sous la forme de Bactéries. Mais elle ne permet pas de savoir *comment* la « cellule » bactérienne est née de la matière inerte.

Voici un siècle L. Pasteur démontrait que les micro-organismes ne pouvaient se former spontanément dans un milieu privé de germes vivants, et les conclusions du grand chimiste n'ont jamais été remises en question. D'ailleurs, qu'on ait pu croire à la génération spontanée d'une cellule au temps où on pensait qu'elle n'était qu'un grumeau protéique et où on imaginait qu'une simple molécule d'albumine était capable de métabolisme, c'est bien normal. Mais aujourd'hui qu'on sait la complexité de l'infrastructure cellulaire, la chose serait contraire à la raison.

N'y a-t-il pas, alors, contradiction entre l'expérience et l'exigence évolutionniste qui fait dériver la vie de l'inerte? Non, car précisément, en supposant que la vie est née **d'un coup**, on adopte une attitude fixiste.

C'est le Soviétique Oparine qui, le premier, en 1926, formula la thèse évolutionniste en imaginant, entre le minéral et le vivant autotrophe, une série d'étapes. D'autres savants ont suivi et la conception s'est perfectionnée. En voici, dans son état actuel, les grands traits.

- *La synthèse des substances organiques simples*, acides aminés, sucres, bases azotées, résulte de l'action du rayonnement ultra-violet sur l'atmosphère primitive réductrice constituée d'hydrogène, de méthane, d'ammoniac et d'eau.

L'idée que l'atmosphère du globe primitif était réductrice peut surprendre. Elle s'appuie, pourtant, sur de multiples considérations. La haute atmosphère de la terre contient de l'hydrogène qui se dissipe lentement dans l'espace par suite de l'insuffisance de l'attraction terrestre. Les grosses planètes du système solaire ont une atmosphère de méthane et d'ammoniac. L'hydrogène, qui est le constituant principal du système solaire, aurait été progressivement perdu par les petites planètes.

Des expériences récentes ont montré que, dans une telle atmosphère, la synthèse des substances organiques était possible si l'on disposait d'une source d'énergie. En 1953, partant d'un mélange de CH_4 , NH_3 , H_2O et H_2 qu'on soumet à la décharge électrique on obtient des acides aminés, des acides organiques... L'expérience a conduit à des résultats semblables en utilisant des mélanges un peu différents ou d'autres sources d'énergie : rayons U-V, bombardement d'électrons et même, simplement, chaleur. Avec des électrons on a obtenu en 1961 tout les produits (acides aminés, sucres, adénine...) essentiels au métabolisme.

- *Ensuite, ces substances se polymérisent en protéines*, amidon, acides nucléiques, qui se *concentrent* en gouttelettes (coacervats) dans lesquelles s'amorcent les réactions métaboliques, sous l'action de catalyseurs métalliques. L'apparition des *enzymes*, par complication de la structure des protéines, active le métabolisme. Ce stade correspond à la naissance du premier *organisme hétérotrophe anaérobie*.

Entre catalyseurs minéraux et enzymes on peut imaginer des stades intermédiaires. Ainsi, la catalase, qui décompose l'eau oxygénée, est constituée d'une protéine et d'une molécule d'hème centrée sur un atome de fer. Or l'enzyme est dix millions

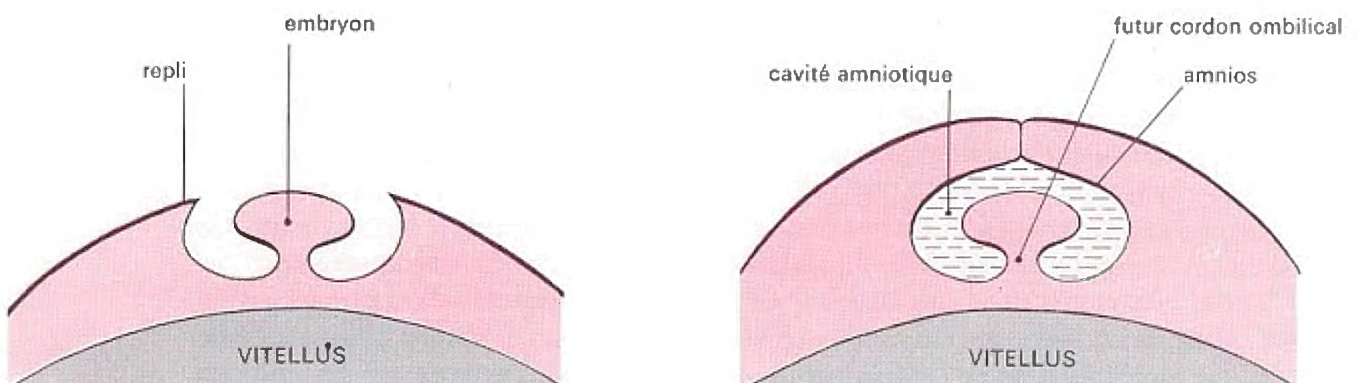
de fois plus active que l'hème isolé, lui-même 1 000 fois plus actif qu'une molécule de fer hydraté. L'hème, molécule assez simple, a pu servir de catalyseur avant que n'apparaisse la protéine spécifique avec laquelle il forme la catalase.

- Avec la formation de la chlorophylle apparaît l'autotrophie. Il s'ensuit une libération d'O₂ dans l'atmosphère qui, progressivement, devient oxydante. L'accumulation d'O₂ libre est importante car, dans la haute atmosphère, l'oxygène se polymérise en ozone (O₃) qui arrête le rayonnement ultra-violet nocif pour la vie. Jusqu'ici les organismes se protégeaient de ces rayons en s'enfonçant dans l'eau, qui les arrête. Et leur survie, fondée sur un équilibre entre les actions bienfaitrice (synthèse de substances organiques) et destructrice des ultra-violets, était incertaine. L'autotrophie stabilise la vie, d'autant que l'O₂ atmosphérique va permettre aux êtres vivants de mieux utiliser l'énergie des aliments en les oxydant : c'est la *naissance de l'aérobiose* due à l'apparition de substances capables de transporter H₂ et de le fixer sur O₂.

2 ORDRE D'APPARITION DES GROUPES ET ÉVOLUTION PROGRESSIVE

La Paléontologie montre que les groupes d'êtres vivants sont apparus dans un ordre de complexité croissante. Les mers précambriennes sont peuplées de Cyano-phyccées et de Bactéries avant que Thallophytes et Protozoaires n'apparaissent. Parmi les Métazoaires, les Éponges semblent tôt venues, alors que les Vertébrés arrivent les derniers. Dans chaque embranchement, les êtres les plus complexes apparaissent les derniers : tous les insectes primaires sont à métamorphose progressive. Chez les Vertébrés on retrouve une progression dont les étapes correspondent aux *stades de la conquête du milieu aérien*. Les premiers Poissons sont purement aquatiques. Puis les Crossoptérygiens « inventent » poumons et choanes, au Dévonien. Les Amphibiens, à la fin de la même période, acquièrent le *membre marcheur*. Enfin, au Carbonifère, les Reptiles franchissent une nouvelle étape avec l'œuf à éclosion terrestre, dans lequel l'embryon, enclos dans une cavité, l'*amnios*, baigne dans un petit « océan portatif » 27. On trouve, chez les Végétaux, une évolution analogue. Les Cryptogames acquièrent des vaisseaux (qui permettent la circulation de l'eau) et le revêtement cutinisé des spores et des épidermes. Mais la spore germe au sol donnant un prothalle, encore tributaire d'un milieu humide.

Deux stades successifs de la formation de l'amnios. 27



Les Préphanérogames carbonifères réduisent le prothalle et le maintiennent en parasite sur le sporophyte. Pourtant la fécondation y est encore aquatique : les spermatozoïdes nageurs sont libérés dans la chambre pollinique. Les Phanérogames vrais avec les Conifères apparus au Permien « inventent » le tube pollinique véhiculant les spermatozoïdes et la graine passant la mauvaise saison à l'état de vie ralentie. Un tel ordre n'est pas le fruit du hasard. Il ne s'explique rationnellement qu'en faisant appel à une *évolution* du monde vivant, les espèces les plus complexes dérivant de la *transformation* des plus simples.

3 LIGNÉES ET STADES STRUCTURAUX

S'appuyant sur le concept transformiste, le paléontologiste s'efforce de disposer les formes fossiles en *lignées évolutives*, de façon à retracer l'arbre généalogique des espèces actuelles. C'est ainsi que les premiers Amphibiens (Ichthyostégidés) se rattachent directement aux Poissons Crossoptérygiens qui apparaissent comme les ancêtres des Tétrapodes.

Cependant, dans le détail, les choses sont plus compliquées parce que le groupe des Crossoptérygiens se divise lui-même en deux lots : en effet, à côté de ceux qui possèdent des choanes, et dont nous avons parlé précédemment, se rangent des individus qui en sont dépourvus et qu'on nomme : les *Cœlacanthidés*.

L'intérêt du groupe des Cœlacanthidés est qu'il ne s'est pas totalement éteint, puisqu'il est représenté actuellement par le *Latimeria* du canal du Mozambique, très semblable à ses ancêtres dévoniens (il est, avec la Lingule, un bon exemple de « fossile vivant »). Quant aux Crossoptérygiens à choanes, ils se répartissent eux-mêmes en deux sous-groupes, selon la disposition des os de leur museau. Or, des différences analogues existent, aujourd'hui, chez les Batraciens, entre Anoures (Grenouille, Crapaud) et Urodèles (Triton, Salamandre). Les Reptiles se rattachant au « type anoure », on estime que les Crossoptérygiens à choanes du Dévonien forment deux *lignées*, l'une ayant produit le groupe des Urodèles, l'autre ayant donné Anoures et Reptiles. C'est à cette dernière lignée qu'appartient *Osteolepis* (figure 21, p. 316). Urodèles et Anoures qui constituent une même étape de l'évolution progressive de ces 2 lignées forment un *stade structural* : le stade batracien.

Au total donc, les Crossoptérygiens sont la souche de 3 lignées dont l'une, conservatrice, est restée au stade poisson (Cœlacanthidés) pendant que les autres, progressives, évoluaient vers des stades de plus grande complexité.

25. Principales adaptations des

Les premiers Reptiles apparaissent discrètement au Carbonifère et, jusqu'à la fin de l'ère primaire, ils ne tiennent qu'une place modeste à la surface des continents. Puis le groupe se diversifie en s'épanouissant et, pendant toute l'ère secondaire, ils seront les maîtres des terres émergées, ayant même des représentants dans les mers et dans les airs. En bref, ils tiennent la place qui, aujourd'hui, est réservée aux Mammifères.

Nous allons voir, à l'aide de quelques exemples, que les Reptiles secondaires montrent une grande variété de *formes*, traduisant des *adaptations* à des milieux divers et révélant l'occupation de domaines multiples.

INTRODUCTION

Vous allez observer les squelettes de quelques Reptiles de l'ère secondaire. Dans chaque cas vous verrez le squelette de l'animal entier, soit tel qu'on l'a retrouvé, soit tel qu'il apparaît après reconstitution. Dans certains cas, il sera accompagné d'un document complémentaire, par exemple le détail d'un membre.

Le but de votre analyse sera de déterminer le mode de vie de chaque animal et la nature du milieu qu'il occupait (terre ferme, mer, lac, air...). Il s'agit donc, en quelque sorte, d'un exercice de paléo-écologie. Aussi êtes-vous invités à relire d'abord les leçons 2 et 21 de votre livre de Première et à consulter, en cours de travail, les leçons d'Écologie.

Examinez particulièrement les squelettes des membres, et comparez-les à ceux d'animaux actuels, en discutant, chaque fois, de la légitimité des résultats que vous en tirez (pages 285 à 288 du livre de Première). Pour quelques fossiles, nous vous donnons des renseignements sur les caractères sédimentologiques du gisement qui les a fournis. Vous aurez à les comparer aux résultats de vos analyses des squelettes. Lorsqu'il y aura contradiction, vous direz à quels caractères il convient d'accorder le plus de crédit.

Les fossiles seront présentés dans l'ordre chronologique. Revoyez les divisions de l'ère secondaire (page 307) et datez-les en âge absolu.

Ne vous inquiétez pas outre mesure si, après votre travail, vous oubliez quelques noms de Reptiles. L'essentiel est que vous

reteniez les caractères anatomiques des *types* étudiés, pouvant concourir à vous faire comprendre les genres de vie de ces animaux.

1 REPTILE TRIASIQUE

● Mixosaure

Découvert dans des dépôts marins, en Europe, en Inde, au Spitzberg et en Amérique du Nord, ce Reptile mesurait de 1 à 7 m de longueur. Examinez successivement le squelette entier **1**, puis le croquis de membre antérieur **2**. Annotez ce dernier en marquant le nom des os que vous reconnaissez. Comparez ce membre au bras humain : caractères communs, différences ? Quel pouvait en être l'usage ? Parmi les différences constatées avec le bras de l'Homme, lesquelles vous semblent en rapport avec cet usage ? Conclusions sur le mode de vie du Mixosaure ? Est-ce en accord avec la nature des gisements ?

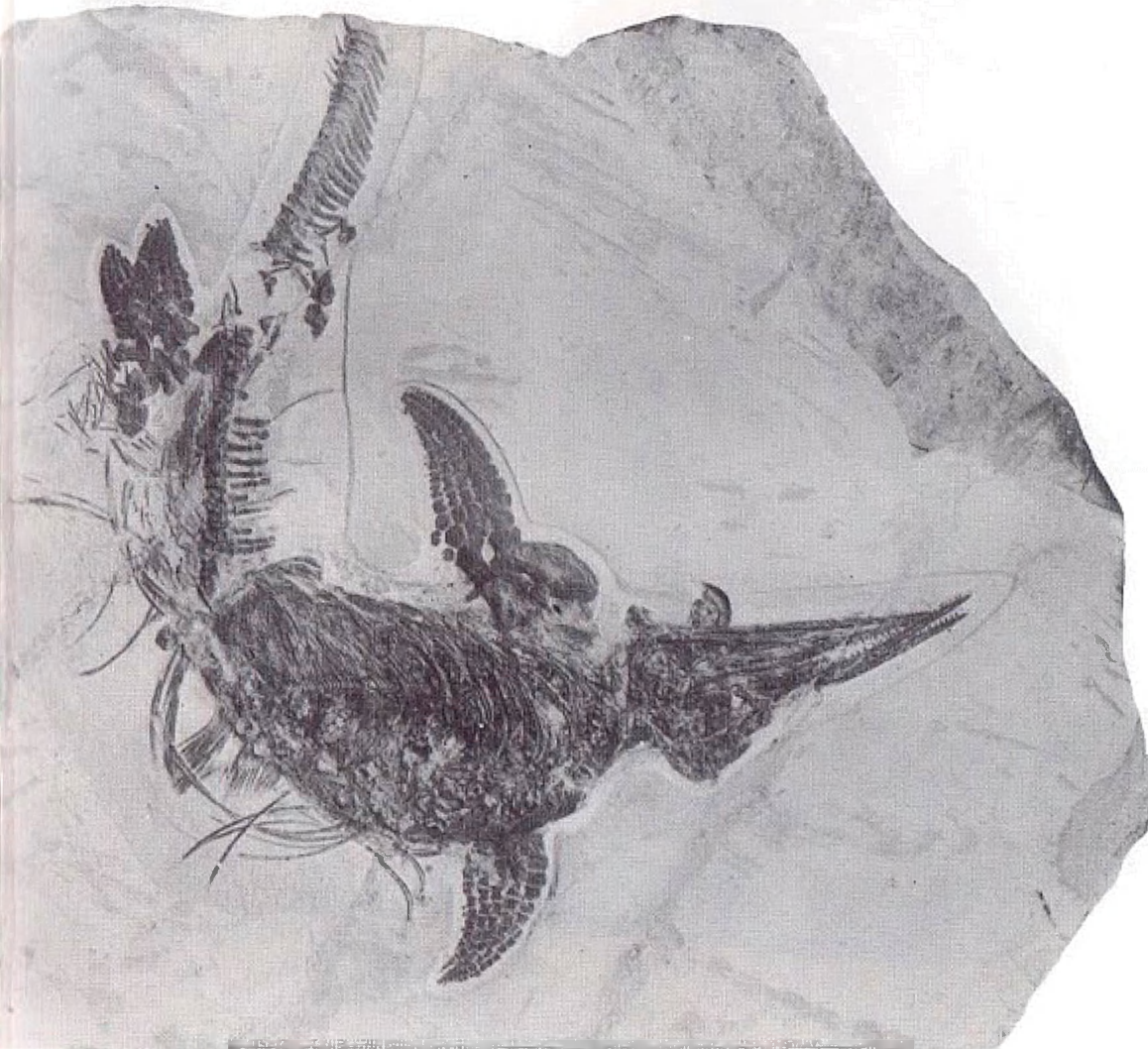
2 REPTILE LIASIQUE

● Ichthyosaure **3** (= Stenopterygius)

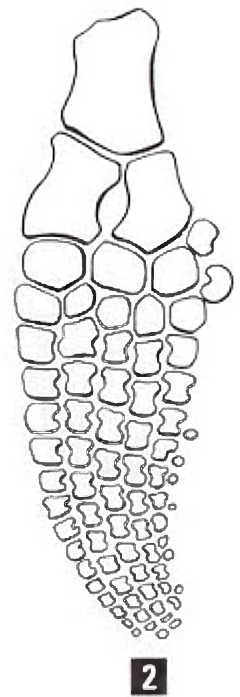
Dépôts marins du Groënland et d'Amérique du Sud, et surtout d'Angleterre, de Normandie et du Wurtemberg. Longueur : 3 m. Dites où vivait cet animal et comment il se déplaçait. Remarquez l'empreinte laissée par la peau sur le schiste.

Quels renseignements en tirez-vous ? Confirment-ils vos hypothèses ?

Reptiles de l'ère secondaire

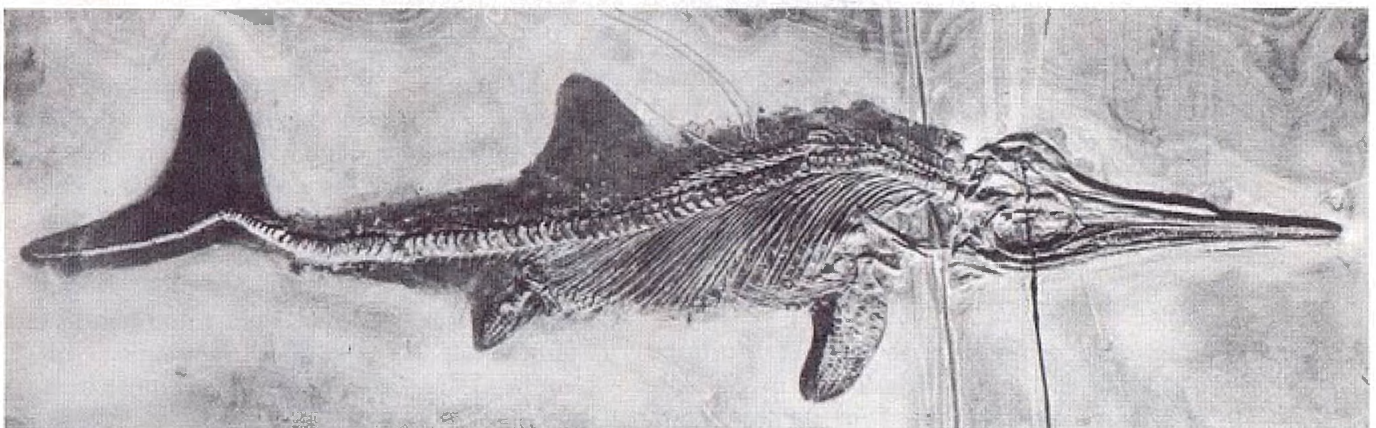


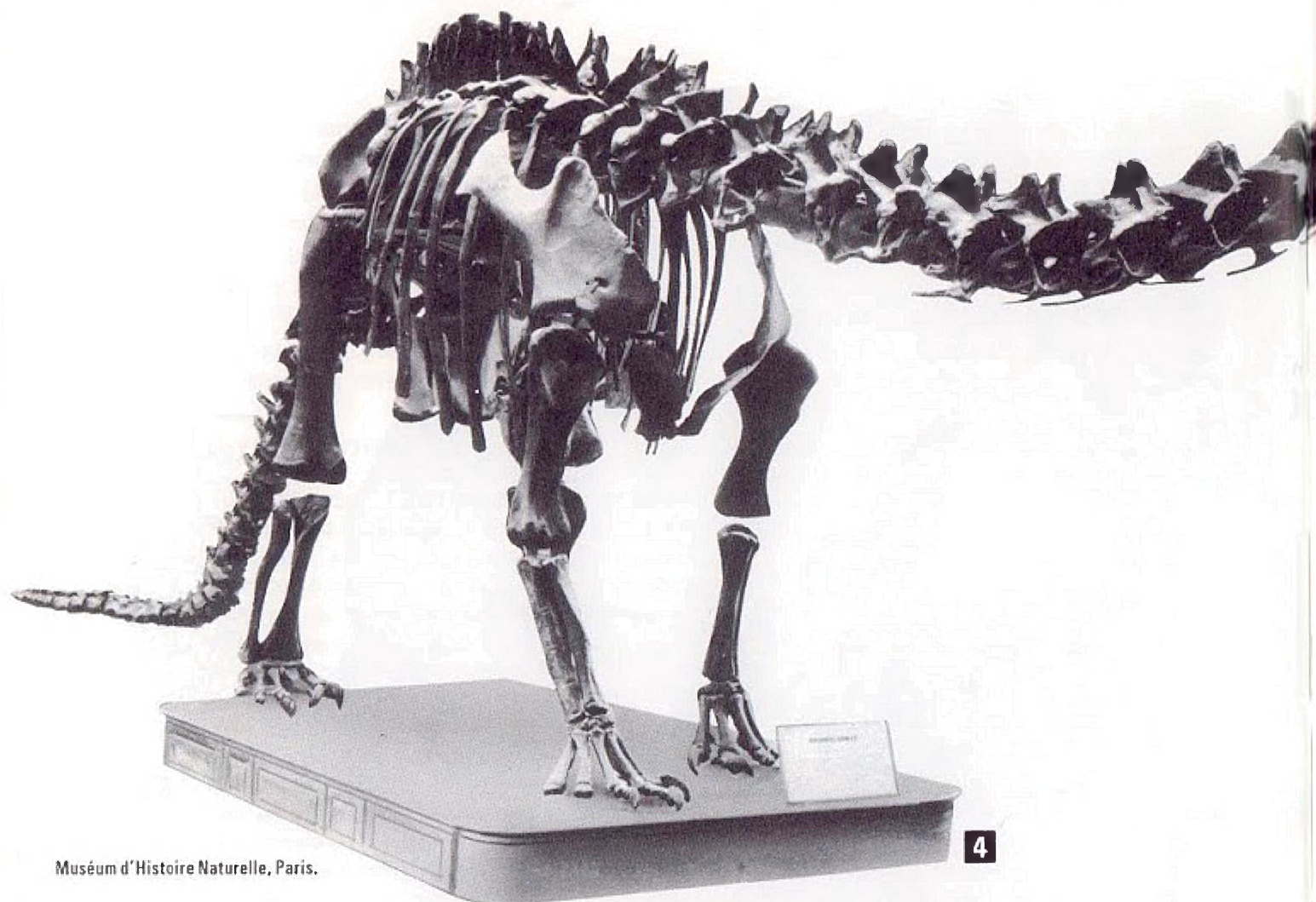
1 Mixosaurus. Trias moyen du Monte San Giorgio (Suisse).



3

Muséum d'Histoire Naturelle, Paris.





Muséum d'Histoire Naturelle, Paris.

4

3 REPTILES DU JURASSIQUE MOYEN ET SUPÉRIEUR

● Diplodocus

Trouvé en Amérique, le squelette de la figure 4 mesure 25,6 m de la tête à l'extrémité de la queue. Annotez les principaux os, notamment ceux des membres, et répondez aux mêmes questions que pour les précédents Reptiles. Comparez la disposition des membres du Diplodocus à celle du Lézard. Conclusions ?

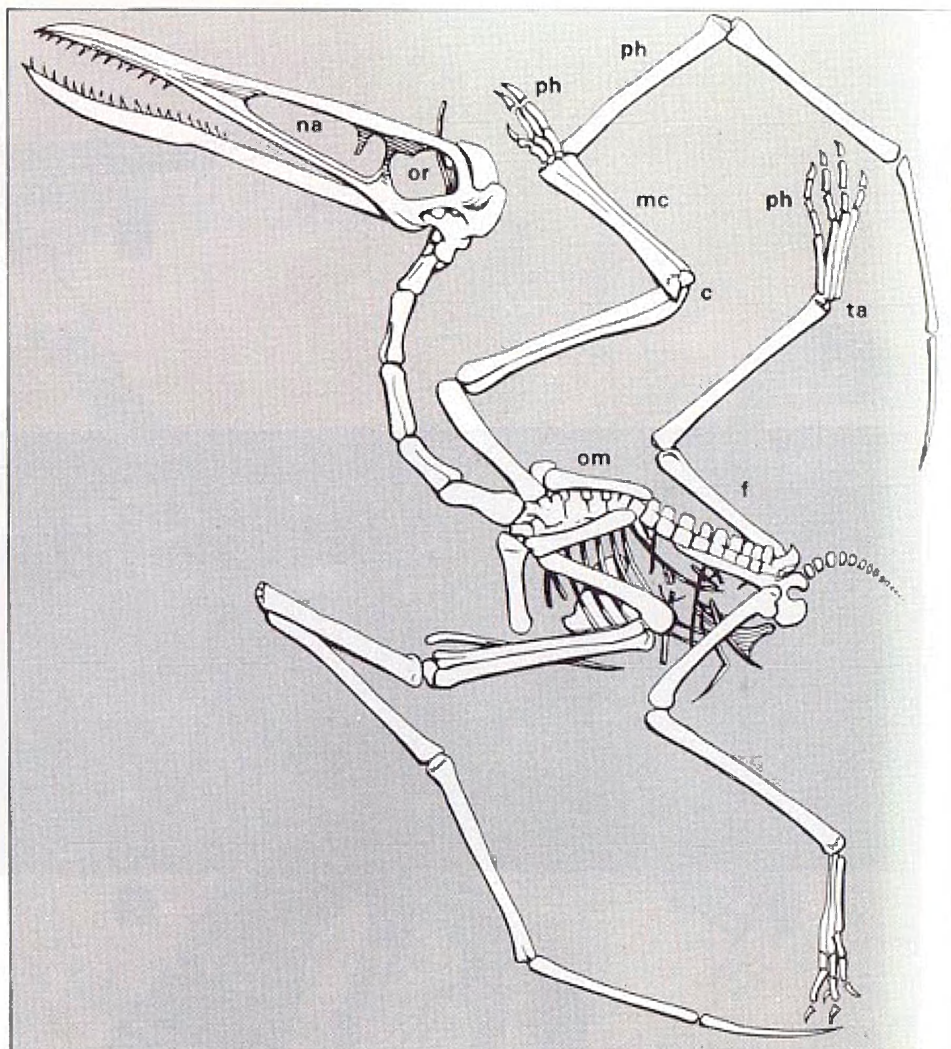
● Brachiosaure 5

Amérique, Afrique Orientale et Portugal. Longueur : 17 m ; tête à 11 m du sol ; vertèbres cervicales de 1 m de longueur ;

membre antérieur de plus de 4 m. Annotez-le. Puis comparez au Diplodocus : caractères communs et différences (remarquez notamment les longueurs relatives des membres antérieurs et postérieurs).

● Ptérodactyle 6

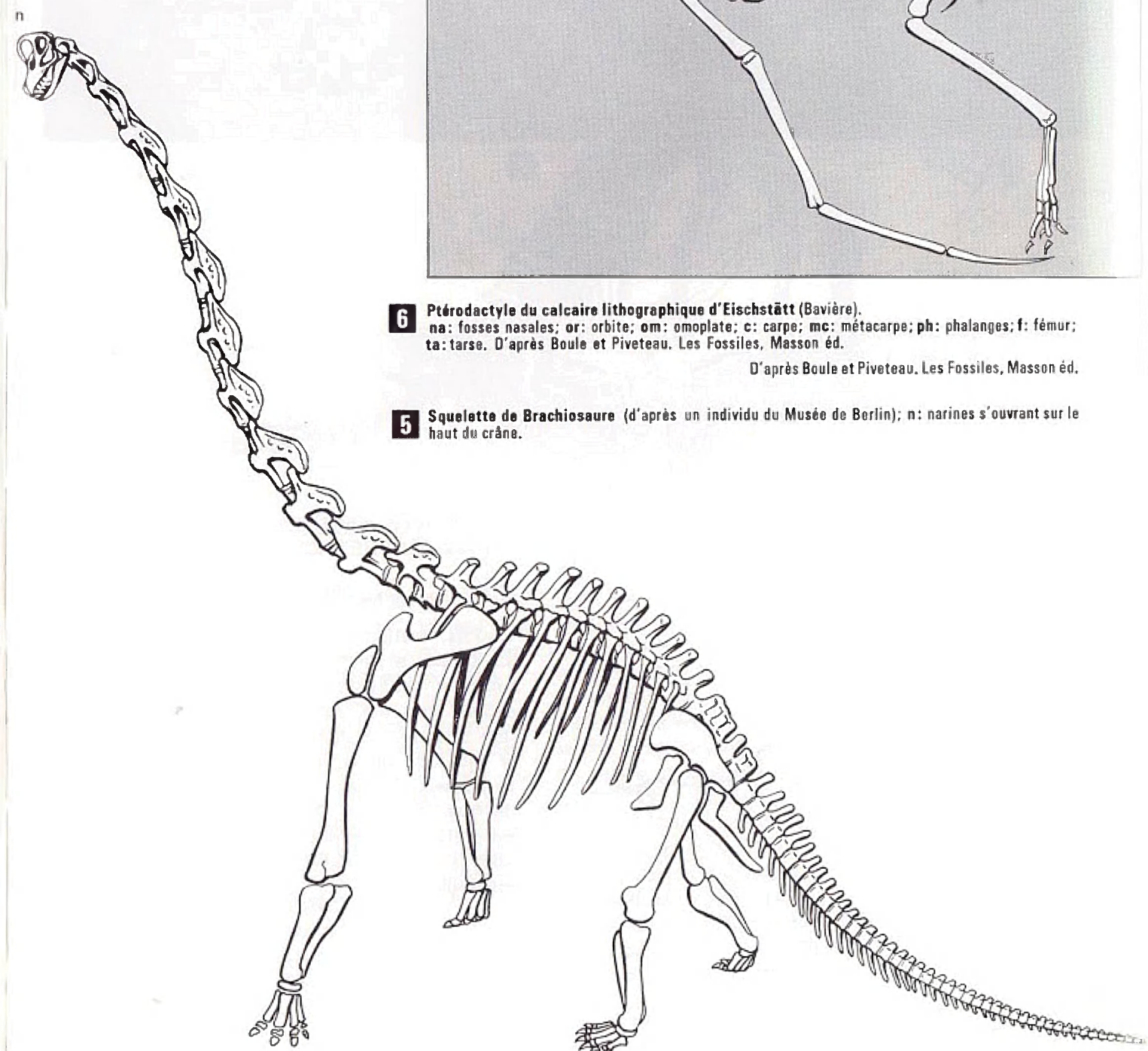
On en connaît 23 espèces différentes, récoltées en Allemagne, en Angleterre, dans le Jura français et dans l'Est africain, et dont la taille varie de celle du Merle à celle de l'Oie. Certains os sont nommément désignés dans la légende ; nommez le plus grand nombre d'os non désignés. A quel animal actuel pouvez-vous comparer le Ptérodactyle ? (caractères communs - différences.) Quel était le rôle du membre antérieur ?



- 6** Ptérodactyle du calcaire lithographique d'Eischstätt (Bavière).
na: fosses nasales; or: orbite; om: omoplate; c: carpe; mc: métacarpe; ph: phalanges; f: fémur;
ta: tarse. D'après Boule et Piveteau. Les Fossiles, Masson éd.

D'après Boule et Piveteau. Les Fossiles, Masson éd.

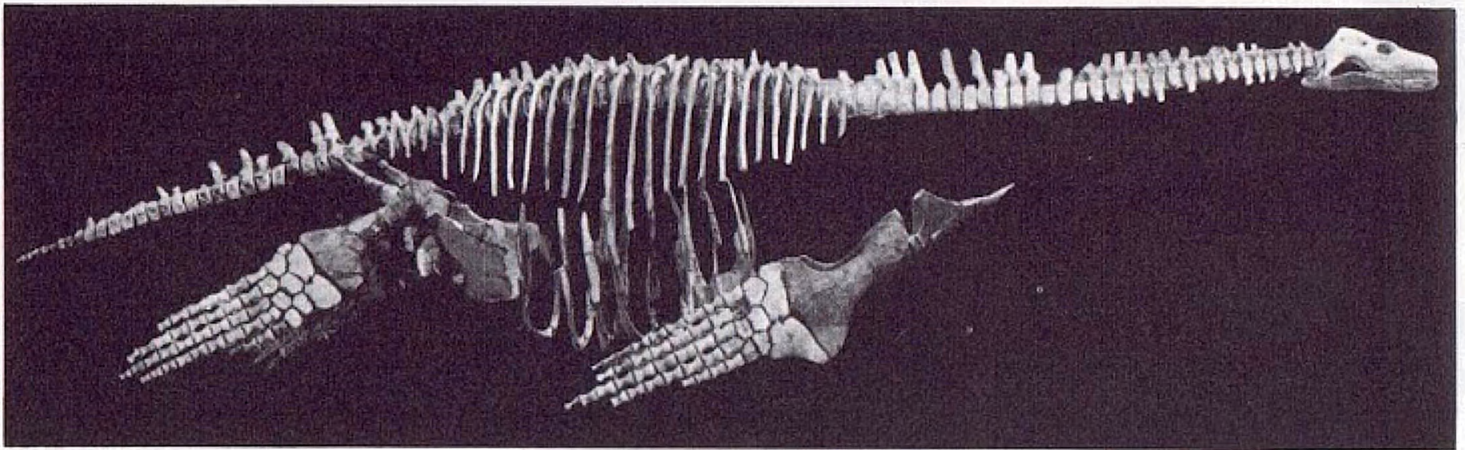
- 5** Squelette de Brachiosaure (d'après un individu du Musée de Berlin); n: narines s'ouvrant sur le haut du crâne.





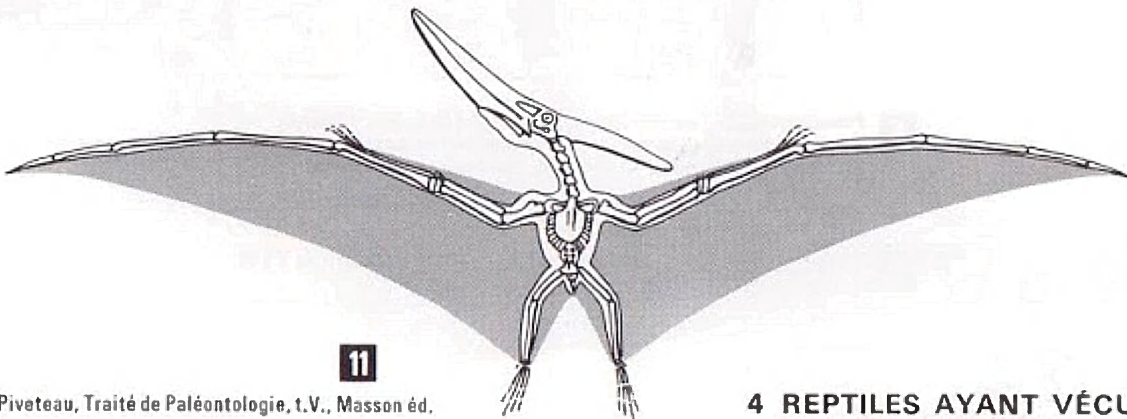
7

D'après S. P. Welles reproduit dans Piveteau,
Traité de Paléontologie, t.V., Masson éd. longueur 12,75 m.



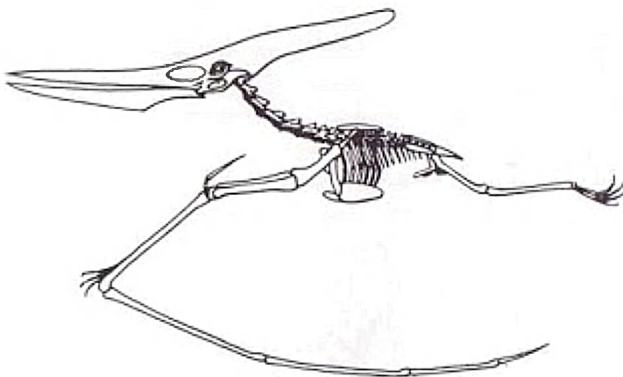
8

Muséum d'Histoire Naturelle, Paris (long. 3,50 m).



11

D'après Piveteau, Traité de Paléontologie, t.V., Masson éd.



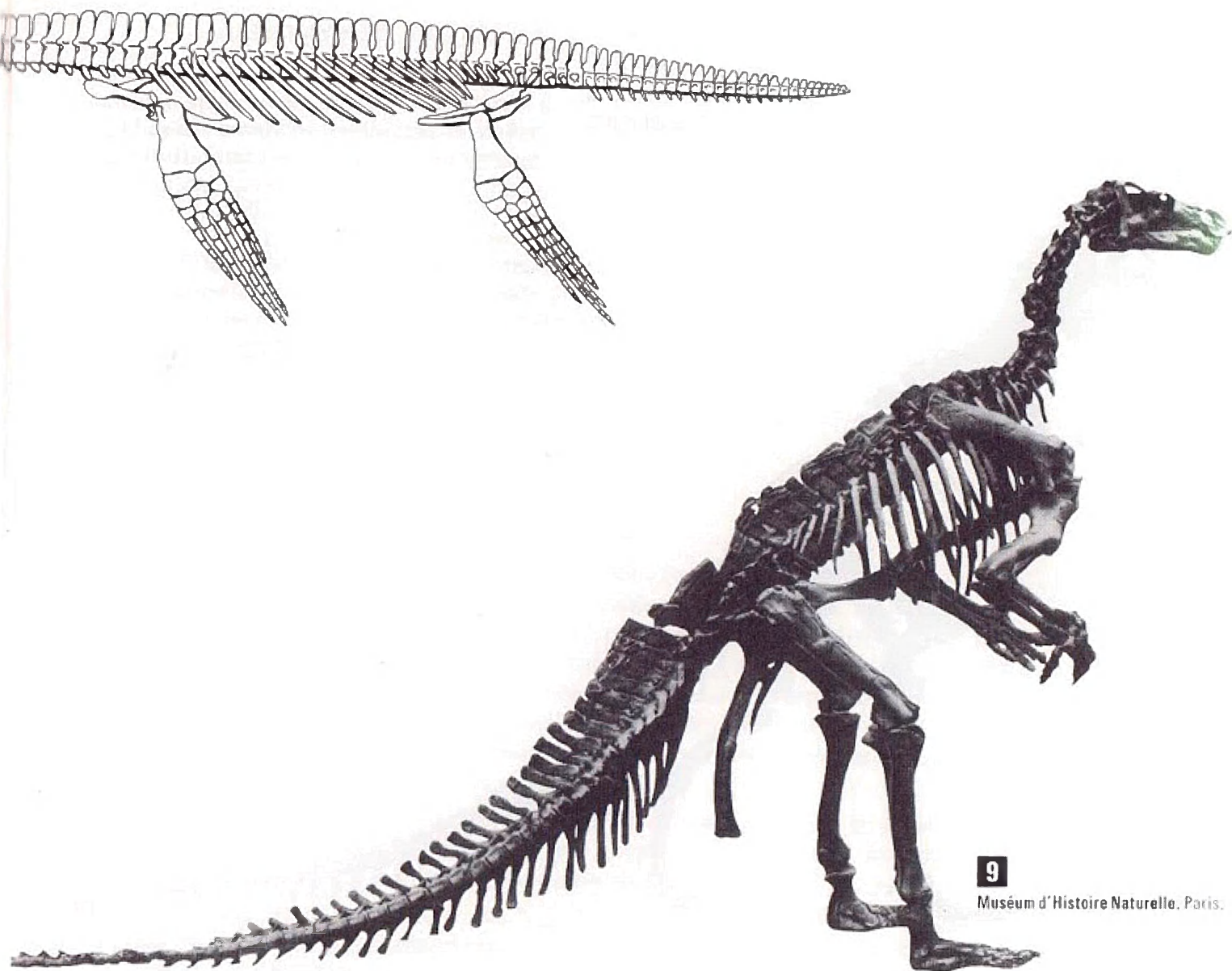
10

D'après Boule et Piveteau. Les Fossiles Masson éd.

4 REPTILES AYANT VÉCU DU LIAS AU CRÉTACÉ

● Plésiosaures 7 et 8

Dépôts marins. Trouvés en Angleterre, au Kansas et en Nouvelle-Zélande. De distribution mondiale, les espèces de Plésiosaures sont très nombreuses (plus de 90 rien que pour le Lias d'Europe !). Annotez le squelette de la figure 7. Comptez les vertèbres. Décrivez les membres. A ceux de quels animaux déjà rencontrés peut-on les comparer ? Voyez-vous, dans ces membres, des différences avec les animaux en question ?



5 REPTILES CRÉTACÉS

● Iguanodon

Dépôts continentaux d'Allemagne, Angleterre, France, Portugal, mais surtout de Belgique où 29 squelettes furent trouvés, accumulés les uns sur les autres, dans le même gisement (Bernissart). Longueur : 8 m, de la tête à la queue. Quand l'animal est dressé, sa hauteur est de 5 m. A la silhouette de quel animal actuel ressemble celle du squelette monté de la figure **9** ? Quels caractères de ce squelette permettent de penser que l'animal se tenait effectivement debout ? Comment, à votre avis, se déplaçait-il ? Que faudrait-il trouver, dans un gisement d'Iguanodons, pour confirmer ou infirmer les hypothèses que vous avez émises sur la station de ce Reptile ?

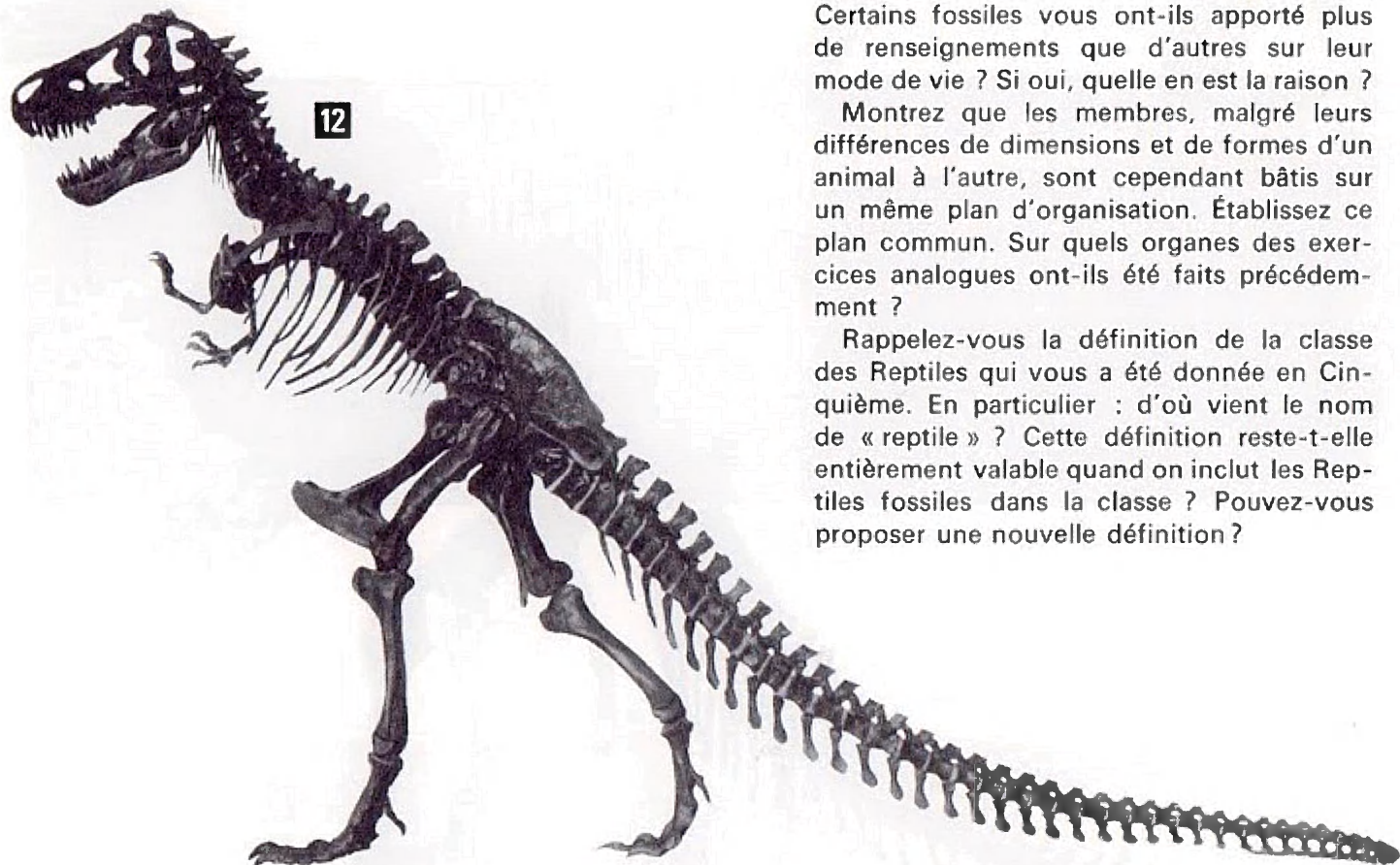
● Ptéranodon

Kansas, Orégon et Russie. Son tronc a la taille de celui de l'Albatros, mais son envergure atteint 7 m. Annotez la figure **10** (qui représente un squelette restauré), notamment le bras. Comparez Ptéranodon à un animal déjà rencontré dans cette leçon. Recherchez les différences, notamment dans la tête osseuse (forme, présence ou absence de dents...). Que vous apporte de plus la figure **11**, qui est une reconstitution du même animal ? Comment a-t-on pu réunir les détails qui y figurent ?

On a trouvé des restes de poissons et de crustacés au niveau du bec de Ptéranodon, dans une poche semblable à celle du Pélican. Résumez ce qu'on peut dire du mode de vie de cet animal.

● **Tyrannosaure 12**

Amérique du Nord (Montana). Long de 10 m, haut de 5 m. Ses dents mesurent de 15 à 20 cm ; sa tête osseuse, 1,4 m. De quel autre Reptile étudié pouvez-vous le rapprocher ?



6 EXERCICE DE SYNTHÈSE

Classez ces Reptiles en réunissant ceux qui, à votre avis, avaient le même mode de locomotion et peuplaient un même milieu. Recherchez les principaux caractères de l'*adaptation* à chacun des milieux distingués. Certains fossiles vous ont-ils apporté plus de renseignements que d'autres sur leur mode de vie ? Si oui, quelle en est la raison ?

Montrez que les membres, malgré leurs différences de dimensions et de formes d'un animal à l'autre, sont cependant bâtis sur un même plan d'organisation. Établissez ce plan commun. Sur quels organes des exercices analogues ont-ils été faits précédemment ?

Rappelez-vous la définition de la classe des Reptiles qui vous a été donnée en Cinquième. En particulier : d'où vient le nom de « reptile » ? Cette définition reste-t-elle entièrement valable quand on inclut les Reptiles fossiles dans la classe ? Pouvez-vous proposer une nouvelle définition ?

Selon leur disposition par rapport au tronc, les dimensions relatives de leurs segments et leur forme générale, les membres des Reptiles de l'ère secondaire permettent de classer ceux-ci en trois groupes :

- Reptiles à membres courts, en « palettes natatoires » disposées latéralement par rapport au tronc : Ichthyosaure, Mixosaure, Plésiosaure;
- Reptiles à membres plus ou moins développés et conformes à ceux des Vertébrés « terrestres » actuels, c'est-à-dire capables de soulever le tronc et de le supporter dans une marche sur un sol ferme : Diplodocus, Brachiosaure, Tyrannosaure, Iguanodon;
- Reptiles à membres antérieurs très développés, attachés latéralement, à structure évoquant les bras des Chauves-souris : Ptérodactyle, Ptéranodon.

Il est très raisonnable de supposer que les premiers nageaient, que les seconds marchaient sur sol ferme et que les derniers volaient. Nous allons, en étudiant chacun de ces groupes, discuter notre hypothèse, et tenter d'en savoir plus sur le mode de vie de ces animaux.

1 REPTILES AQUATIQUES

Les formes générales de ces divers Reptiles nous permettent, en première approximation, de les diviser en deux groupes :

- Ichthyosaure, Mixosaure, animaux à corps pisciforme, sans cou, mais avec tête globuleuse se prolongeant en avant par un rostre allongé, avec queue bien développée et palettes natatoires relativement réduites;
- Plésiosaures, avec tête petite, long cou souvent flexible, queue réduite, tronc relativement massif et palettes natatoires développées.

En fait l'étude approfondie de ces animaux a réellement conduit les géologues à les placer dans deux groupes distincts, nommés les premiers *Ichthyosauriens* (grec *Ikthys* : poisson et *Sauros* : lézard) et les seconds *Sauroptrygiens* (grec *pterygion* : petite aile en forme de nageoire).

● Ichthyosauriens

Leurs membres se caractérisent par un humérus (ou un fémur) court ; un radius et un cubitus (ou un tibia et un péroné) raccourcis à l'extrême ; un nombre de rangées de phalanges souvent supérieur à 5, pouvant être de 9 (polydactylie) ; des phalanges nombreuses à chaque doigt (polyphalangie), mais courtes, en plaques polygonales. Ces membres étaient rattachés latéralement au corps. Leurs contours, retrouvés en empreintes, montrent que le squelette était entouré de muscles et de peau. *En un mot, ils rappellent les membres des Mammifères marins actuels*, et peuvent, comme eux, être qualifiés de *palettes natatoires*.

Par ailleurs, l'allure pisciforme, déjà signalée, de ces animaux, la présence de nageoires caudale et dorsale (attestée par empreintes) permettent également de penser que les *Ichthyosauriens se déplaçaient dans l'eau*.

L'analyse de la locomotion des Vertébrés aquatiques actuels laisse supposer que les membres, relativement réduits par rapport à tout le corps, devaient être, comme les nageoires paires des Poissons fusiformes et des Cétacés, plutôt des stabilisateurs que des organes de propulsion. C'est la puissante queue qui, avec sa nageoire, devait constituer l'organe moteur. *Les Ichthyosaures nageaient comme les Poissons*.

● Sauroptrygiens (Plésiosaures)

« Serpents enfilés dans des carapaces de tortues », les Plésiosaures avaient des membres antérieurs et postérieurs sensiblement égaux. Le membre est large en forme de palette. Les doigts comportent un grand nombre de phalanges mais l'ensemble humérus, radius-cubitus (ou fémur, tibia-péroné) est court. Fémur et humérus, aplatis, portent de fortes apophyses où devaient s'insérer de puissants muscles. La position des apophyses, comme la forme des robustes ceintures (formées de larges plaques soudées sur la ligne médiane du tronc) ont amené les géologues à penser que les Plésiosaures avaient une musculature capable de mouvoir des membres rigides fonctionnant en pagaies et qu'ils possédaient la faculté de marche arrière et de virage sur place. Bien qu'ils eussent une nageoire caudale (comme l'attestent les empreintes), ils devaient se déplacer à la façon des Tortues marines actuelles, c'est-à-dire en pratiquant *la nage à rames*.

2 REPTILES TERRESTRES

Une vue d'ensemble de ces animaux permet de reconnaître trois types quant au développement et à la disposition des membres :

- quatre membres courts disposés latéralement par rapport au tronc rappelant ceux des lézards actuels 13 ;
- quatre membres verticaux qui soulèvent le tronc, horizontal dans son ensemble (Diplodocus, Brachiosaure) ;
- membres antérieurs très réduits par rapport aux membres postérieurs (Iguanodon, Tyrannosaure).

a. Reptiles du premier type

La ressemblance avec les Lézards actuels ne permet pas d'affirmer que ces animaux se déplaçaient uniquement à terre. Certains furent trouvés dans des dépôts marins. Bien sûr, cela non plus ne permet pas de conclure avec certitude (voir cours de Première, pages 44 à 47). On pense qu'ils vivaient sur le littoral, nageant à l'aide d'une longue queue.

b. Reptiles du second type

C'est le type Mammifère « terrestre » actuel, à 4 membres bien développés.

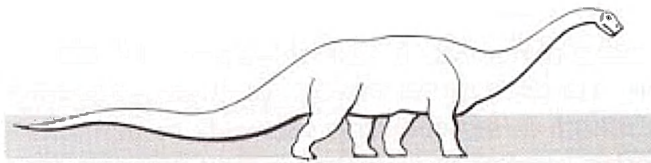
Le corps de ces animaux, long et lourd, touchait le sol par quatre membres robustes, sensiblement verticaux : des empreintes de pas, retrouvées sur des grès, des schistes et des argiles 14, confirment cette vue.

Les articulations imparfaites des Diplodocus et des Brachiosaures devaient rendre leur marche sur la terre ferme lente et maladroite. « La légèreté de leurs vertèbres et autres parties de leur corps au-dessus d'une ligne de flottaison dénoterait une adaptation remarquable à la vie aquatique. »

La découverte d'empreintes montrant la trace des quatre membres mais pas celles de la queue suggère que ces animaux devaient marcher dans des marécages, leur lourde queue soutenue par l'eau 15. Certaines pistes ne contenant que des traces de *pattes antérieures*, on peut même les imaginer capables de se déplacer en eau profonde, membres postérieurs ne touchant pas le fond 16. D'ailleurs la position des narines au sommet du crâne permet de supposer que ces Reptiles, surtout les Brachiosaures dont les pattes antérieures sont plus hautes que les postérieures, tendaient leur long cou pour maintenir les narines émergées quand ils avaient à parcourir des pièces d'eau profonde 17.

c. Reptiles du troisième type

Caractérisé par la réduction des membres antérieurs par rapport aux membres postérieurs, ce type évoque le Kangourou et laisse imaginer des animaux capables de se redresser presque verticalement sur les pattes postérieures robustes et de s'appuyer, au repos, sur leur queue, longue et forte.



15

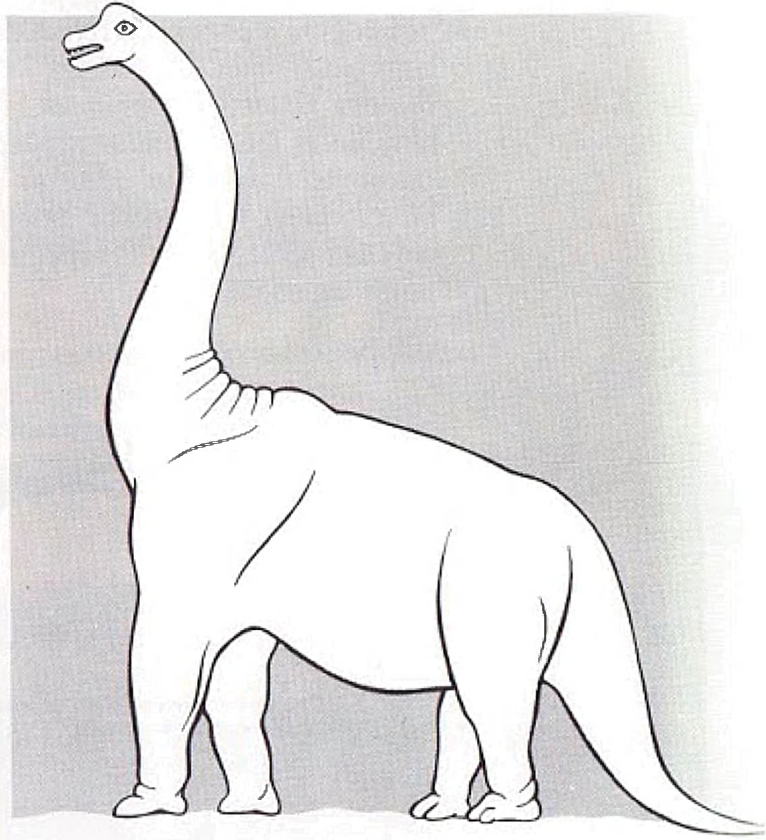


16

D'après Piveteau. *Traité de Paléontologie*, t.v., Masson éd.

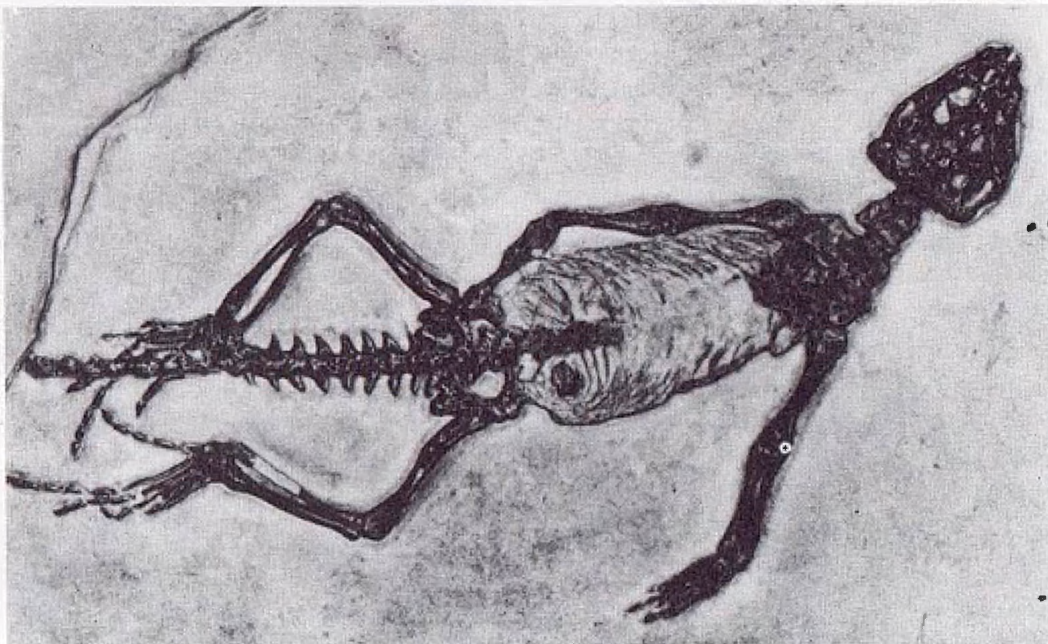
14

17



D'après H. et G. Termier, *Histoire Géologique de la Biosphère*, Masson éd.

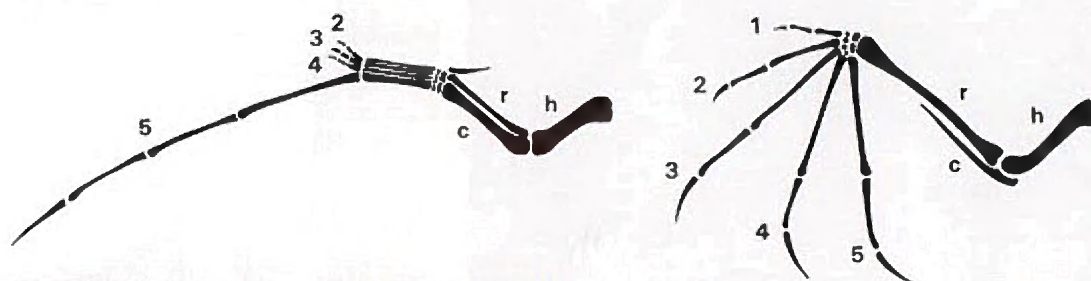
13



Muséum d'Histoire Naturelle, Paris.

Si les empreintes laissées par la queue confirment le rôle de support joué par cet organe, il n'est pas sûr, en revanche, que les Reptiles bipèdes bondissaient comme des kangourous. La longueur insuffisante de ses différents segments ne permettait pas à la patte arrière de se replier « en accordéon », comme le font celles de tous les animaux sauteurs actuels. Tyrannosaures et Iguanodons devaient donc se contenter de marcher et de courir.

L'étude détaillée des apophyses osseuses de la région pelvienne et des membres postérieurs a permis de retrouver les points d'attache des muscles et d'en déduire leurs possibilités mécaniques : elle confirme la possibilité de marche et de course bipèdes. Enfin des empreintes de pas ont été trouvées. Elles ont montré que Tyrannosaure et Iguanodon se déplaçaient sur les seules pattes postérieures et ne laissaient pas traîner leur queue au sol durant la marche (la queue n'a laissé de traces qu'au repos). « L'absence habituelle de traces de queue indique que ces animaux devaient se déplacer le corps penché en avant, la queue horizontale équilibrant le poids du corps. »



Os de l'aile d'un Ptérodactyle et d'une Chauve-Souris. 1, 2, 3, 4, 5: doigts; c: cubitus; r: radius; h: humérus. **18**
D'après Boule et Piveteau. Les Fossiles, Masson éd.

3 REPTILES VOLANTS

Les squelettes de Ptérodactyle et de Ptéranodon montrent un grand développement du membre antérieur, dû à l'allongement du métacarpe et, surtout, d'un doigt à quatre phalanges, en même temps qu'un sternum large et caréné. Sur les empreintes retrouvées dans les schistes et les calcaires qui ont livré ces fossiles, on voit qu'une membrane unissait le membre et son long doigt au flanc de l'animal. Ces divers caractères évoquent irrésistiblement l'organisation des Chauves-Souris, encore qu'ils s'en éloignent dans le détail **18**.

Si le Ptérodactyle est habituellement considéré comme un médiocre voilier, à cause de la petitesse relative de ses ailes, Ptéranodon est jugé, avec ses 7 m d'envergure, comme « le plus grand et le plus léger planeur vivant jamais réalisé ». L'étude détaillée de l'aile (et particulièrement de ses articulations), du sternum et des attaches musculaires montre que la musculature de Ptéranodon, relativement faible pour des ailes d'une pareille envergure, le rendait inapte au vol ramé, en dehors de l'envol et de l'atterrissage. En revanche, par l'allongement des ailes, comme par sa légèreté (son squelette à os creux est un modèle d'architecture légère et solide), il devait être un excellent planeur, capable d'utiliser « les plus fugaces courants ascensionnels ».

4 QUELQUES PAYSAGES DE L'ÈRE SECONDAIRE

● Paysages de haute mer

Ichthyosaures **19** et Plésiosaures ont été recueillis dans des sédiments marins, voire de haute mer, ce qui indique qu'ils peuplaient les océans et confirme les hypothèses que nous avons émises à partir de l'analyse de leur conformation.

Comme les Poissons et les Cétacés actuels, les Ichthyosaures devaient utiliser leur puissante queue, et sa nageoire, comme organe moteur, les nageoires paires ne servant que de stabilisateurs. Quant aux Plésiosaures, ils capturaient Poissons et Céphalopodes (dont les restes ont été retrouvés à l'emplacement de leur estomac) « non pas à la course comme le font les Dauphins, mais par de rapides mouvements de la tête, le corps pouvant demeurer presque immobile ».

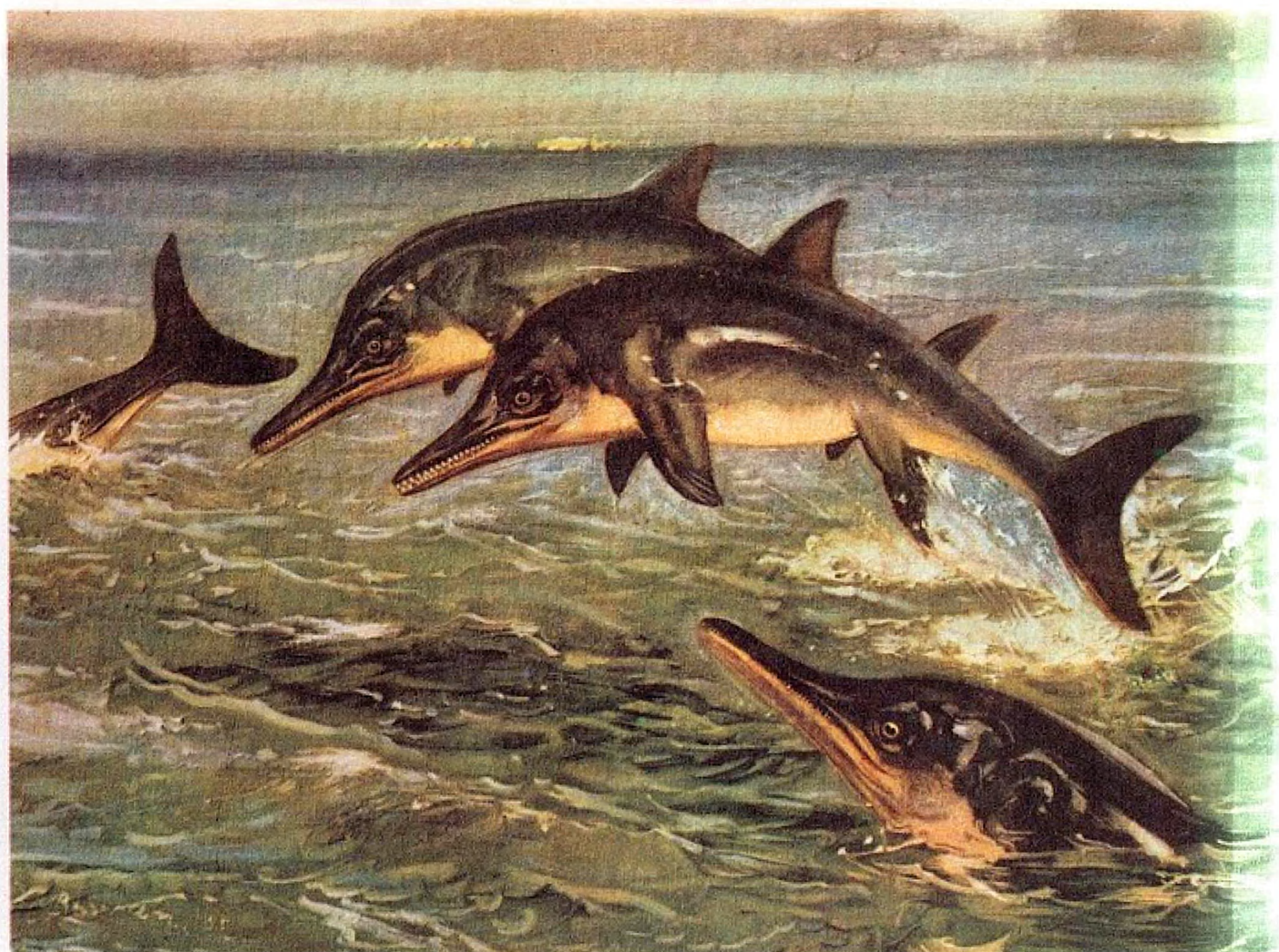
Des Ptéranodons survolaient les mers, à la quête de Poissons, s'aventurant jusqu'à plus de 100 km des côtes, comme le montre le point de gisement de l'un d'eux.

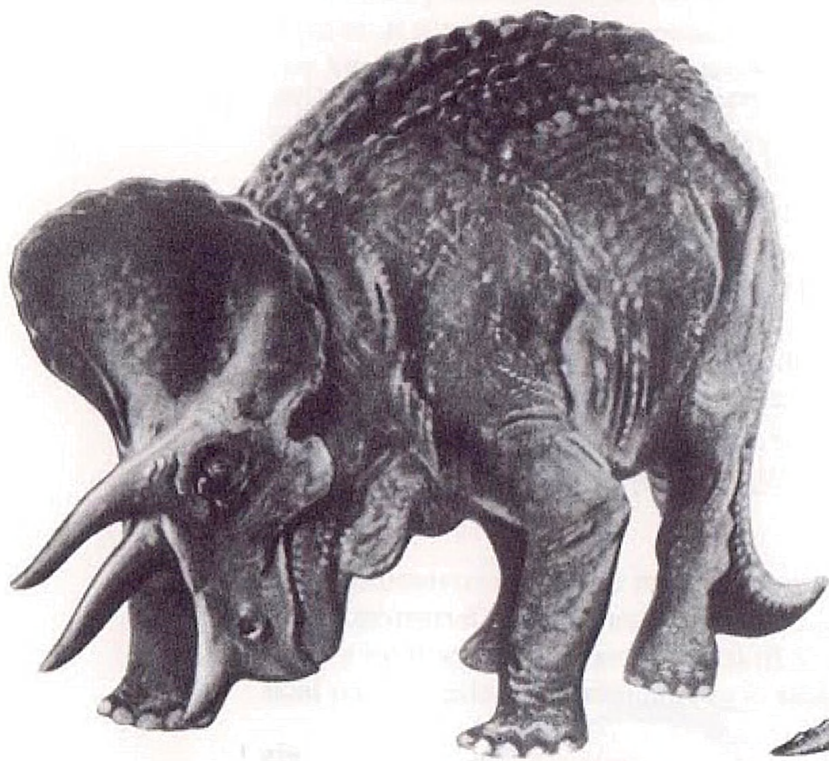
● Paysages continentaux

En utilisant la sédimentologie et l'analyse de la faune et de la flore contemporaines, on a pu reconstituer le milieu biologique où vivaient les Reptiles terrestres.

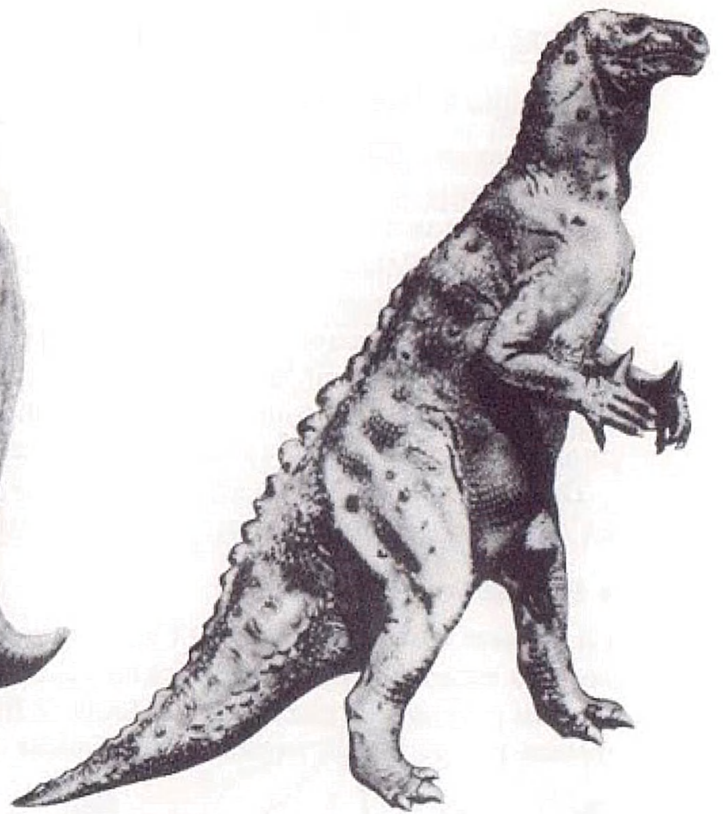
Ainsi peut-on affirmer que Diplodocus et Brachiosaures devaient peupler « d'immenses plaines basses parsemées d'étendues d'eau réunies entre elles par un lacs

19

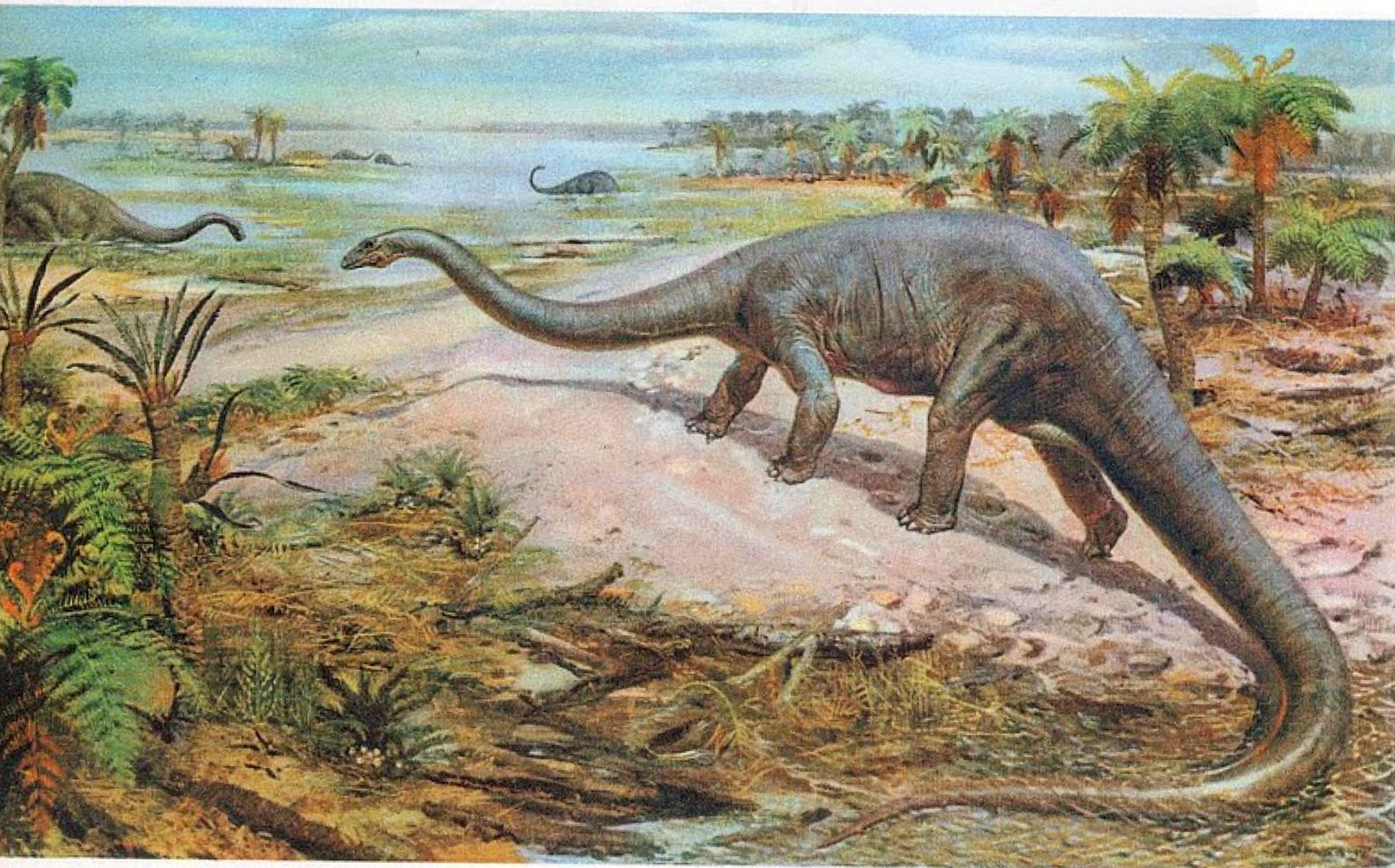


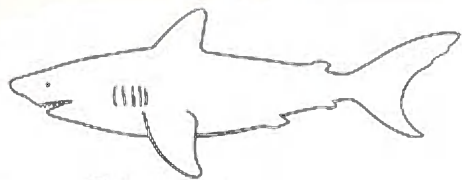


Triceratops. **21**
20



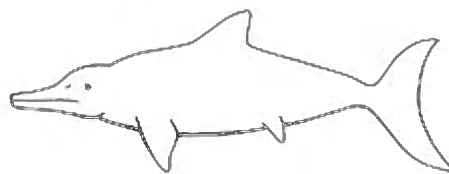
22 Iguanodon.





23

Requin



Ichthyosaure



Dauphin.

de chenaux. Le climat était très chaud et humide, les forêts luxuriantes. De vastes savanes couvraient les terres émergées, tandis que d'abondantes plantes aquatiques poussaient dans les lacs. Diplodocus 20 et Brachiosaures étaient plus ou moins amphibiens ».

D'autres Reptiles vivaient sur la terre ferme. C'est le cas du Tyrannosaure qui, par ses griffes puissantes et ses fortes dents, semble un redoutable carnassier. Heureusement que le Triceratops est bien armé pour la défense 21.

Les Iguanodons sont de paisibles herbivores, comme en témoigne leur denture. Le pouce de leur « main », formant un éperon osseux, puissant et conique, disposé à angle droit par rapport aux autres doigts, devait servir à saisir les branches dont ils mangeaient les feuilles 22.

CONCLUSIONS

● A l'ère secondaire les Reptiles d'une extraordinaire variété ont envahi tous les milieux. Il est curieux de noter que l'Ichthyosaure jurassique et le Dauphin actuel ont « su retrouver » la forme « poisson » de leur lointain ancêtre 23. Bel exemple de *convergence* (cours de Première, page 307).

Disons, à ce propos, que chaque fois que nous avons comparé les Reptiles secondaires à des animaux actuels, c'était pour mettre en relief une *adaptation commune* et non pour affirmer une filiation. Les ancêtres de nos Reptiles actuels existent, mais ce sont des formes discrètes et banales dont il n'y avait pas lieu de parler dans une leçon consacrée aux formes les mieux adaptées.

● Un autre groupe dont nous n'avons pas parlé, c'est celui des « Reptiles mammaliens » qui « annoncent » les Mammifères. Apparus à la fin de l'ère primaire (Édaphosaurus - page 310 - en est un représentant), ils se transforment en Mammifères au cours de l'ère secondaire.

Les Reptiles secondaires appartiennent au moins à deux lignées : celle qui a donné, en s'épanouissant, les grands Reptiles étudiés dans cette leçon, les formes actuelles se rattachent à cette lignée qui s'est arrêtée au stade structural « Reptile » ; celle qui a fourni les Reptiles mammaliens et qui, poursuivant son évolution progressive, a franchi le stade structural « Mammifère ».

● Vous avez pu voir, également, que la définition de la classe des Reptiles qu'on peut donner à partir de l'étude de la faune actuelle n'est plus valable quand on y inclut les fossiles. Beaucoup de Reptiles secondaires ne rampent pas ! C'est notamment le cas des Reptiles volants qui, en outre, semblent recouverts de poils et non d'écailles. Et l'on a la preuve que plusieurs Reptiles terrestres avaient une épaisse peau nue. En revanche tous ces Reptiles se développaient dans des œufs munis d'amnios (comme ceux des Oiseaux et des Mammifères) pondus sur la terre ferme et (parfois) protégés par une coquille (ovipares) ou maintenus dans le corps de la mère (ovovivipares). Ce caractère les distingue des Batraciens, comme l'absence de régulation thermique les différencie des Oiseaux et des Mammifères. On peut dire que ce sont là les traits fondamentaux de la classe, le reste (écailles épidermiques, reptation) n'étant qu'accessoire.

● A la fin de l'ère secondaire, les Reptiles disparaissent, à l'exception des ancêtres des formes actuelles. L'ère des Mammifères va s'ouvrir.

26. L'évolution d'un groupe à

L'ère tertiaire marque l'épanouissement et l'apogée des Mammifères qui multiplient leurs ordres et leurs formes jusqu'aux plus spécialisés et dont beaucoup sont aujourd'hui disparus.

Ils ont remplacé les grands Reptiles éteints à la fin du Secondaire. On peut considérer qu'ils présentaient sur ces derniers quelques perfectionnements et avantages anatomo-physiologiques : *température constante et élevée*, grâce à un système de régulation thermique, avec respiration et circulation intenses, protection cutanée contre la déperdition de chaleur, (privilèges partagés avec les Oiseaux, et qui rendent *leur activité plus indépendante* des variations saisonnières thermiques du milieu extérieur ; *viviparité* et *allaitement* constituant un système efficace de protection de la progéniture tout en favorisant son « éducation » ; *développement du cerveau* (dont le fonctionnement est très sensible à la température et à l'oxygénation) et des *facultés psychiques* qui atteindront leur maximum au Quaternaire avec les Hominiens.

Nous étudierons l'évolution du groupe des Équidés qui comprend à l'heure actuelle trois espèces principales : Cheval, Ane, Zèbre, de l'unique genre *Equus*.

Nous montrerons auparavant comment Cuvier, en analysant plus particulièrement des fossiles du gypse parisien, établit quelques principes essentiels pour l'étude des Vertébrés.

ÉTUDE DE QUELQUES TEXTES DE CUVIER

Texte n° 1

« C'est le lieu de dire quelques mots sur l'état où ces os se trouvent dans nos carrières à plâtre. Ils y sont entiers ou cassés... Les fémurs, tibias et autres os longs et creux, surtout ceux des grandes espèces, n'ont guère d'entier que leurs extrémités qui sont solides, mais le milieu de leur corps qui est creux a généralement été écrasé.

Pour les squelettes, ceux des très petits animaux sont presque toujours entiers, c'est-à-dire qu'ils ont leurs côtes et souvent les membres des deux côtés. Les très grands sont presque toujours désunis. La raison de cela paraît venir du temps qu'il fallut pour déposer une épaisseur suffisante de plâtre. Il s'en déposait assez pour incruster un petit animal avant que ses tendons fussent pourris et ses os détachés. Les os ne sont presque jamais usés, ni roulés, ce qui prouve qu'ils n'ont pas été apportés de loin. Quelquefois,

ils étaient rongés, mâchés avant l'incrustation, ce qui prouve que des carnassiers se nourrissaient des chairs de nos herbivores, soit en les attaquant vivants, soit en dévorant leurs cadavres. Ces os ne sont point pétrifiés mais simplement fossiles et après tant de siècles, ils ont encore conservé une partie de leur substance animale. »

Que vous révèle ce texte sur les qualités d'observateur et d'enquêteur de Cuvier ?

A quoi sont dues les difficultés rencontrées par le naturaliste pour reconstituer les animaux à partir des restes exhumés ? Pourquoi ces difficultés varient-elles avec la taille de l'animal ? Quelle différence fait Cuvier entre « os pétrifié » et « os fossile » ?

Texte n° 2

« C'est ainsi que j'étais arrivé par le rapprochement de plusieurs morceaux incomplets à ce résultat certain ; que parmi les animaux dont les ossements sont ensevelis dans le gypse de nos carrières, il en existait un qui avait 28 molaires, 12 incisives, 4 canines

l'ère tertiaire

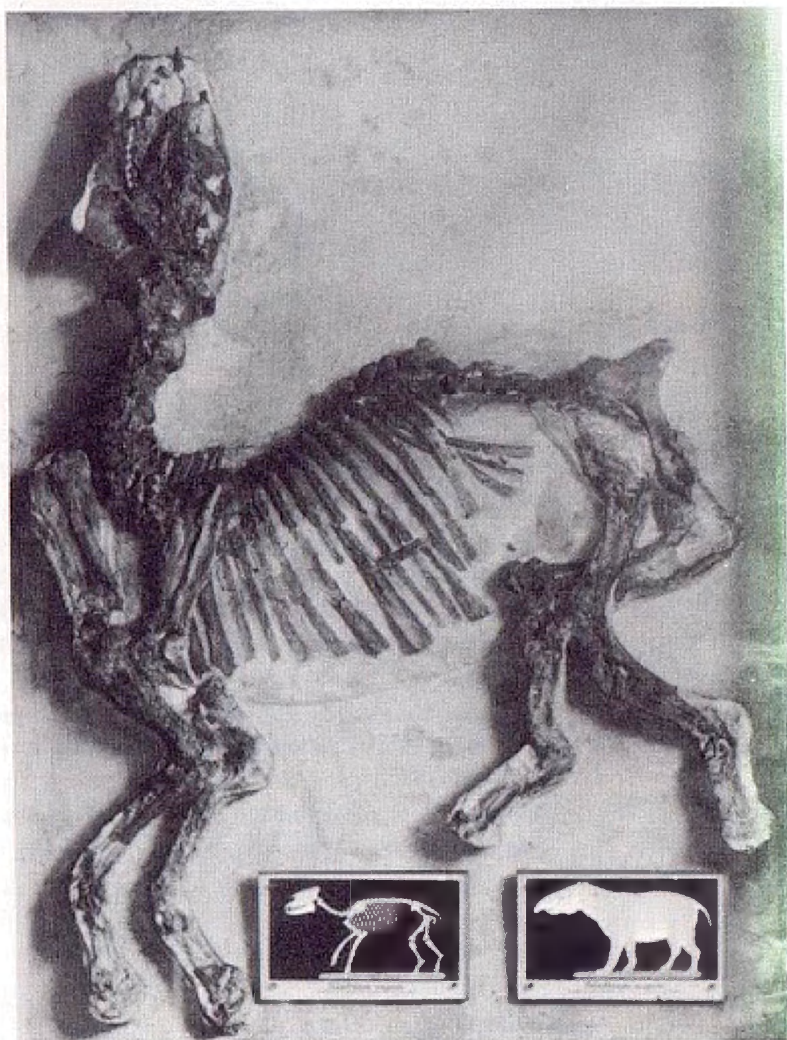
(formule dentaire par demi-mâchoires : $3/3 \text{ I}, 1/1 \text{ C}, 7/7 \text{ M}$), dont les molaires inférieures étaient formées de 2 ou 3 croissants simples, les supérieures carrées..., dont les canines ne sortaient pas de la bouche. Aucun naturaliste instruit ne pouvait contester qu'un tel animal ne fût un herbivore, et qu'à moins que la structure des pieds ne vînt à s'y opposer, il ne dût appartenir à l'ordre des Pachydermes et former dans cet ordre un genre très voisin du Tapir par le nombre de ses dents, mais se rapprochant du Rhinocéros par la forme de ses molaires.... et je crus pouvoir le nommer *Paléothérium* » (du gr. *paleos*, ancien et *therion*, bête sauvage).

Que signifie le mot « pachyderme » ? (Recherchez-en l'étymologie, éventuellement en vous aidant d'un dictionnaire.) Ce terme, au XIX^e siècle, désignait l'ordre des Ongulés. Citez, en dehors de ceux qu'indique Cuvier, d'autres animaux de cet ordre. Quelle « structure des pieds » Cuvier s'attend-il à trouver ?

Regardez la figure 1. C'est la photographie d'une dalle de gypse (visible au Muséum) découverte plus tard couchée au plafond d'une carrière de Vitry et portant le squelette entier d'un *Paléothérium* que décrit Gervais. La structure des pieds vous semble-t-elle avoir confirmé la prévision de Cuvier ?

Texte n° 3

« Le premier trait qui frappe en considérant ce profil, c'est la forme et la position des os propres du nez. Dans la plupart des quadrupèdes, les os recouvrent comme une voûte la longueur des fosses nasales, jusque vers l'extrémité du museau ; ...ici, les os intermaxillaires ne touchent point aux os propres du nez... Les os du nez attachés par leur bord postérieur à ceux du front, et à une très petite partie des maxillaires seulement, sont suspendus ou surplombent comme un auvent au-dessus des fosses nasales...



1

Or éléphants et tapirs sont les seuls qui aient les os propres du nez minces et courts comme notre animal. »

Cuvier y parle encore du Paléothérium. Cuvier décide donc d'attribuer une courte trompe à son Paléothérium, étant donné que « le nerf maxillaire supérieur qui animait son museau ne devait pas être fort grand, car le trou sous-orbitaire par où il passait est petit et placé comme dans le tapir, tandis qu'il est énorme chez l'éléphant. C'est une nouvelle preuve que la trompe de notre animal n'avait ni le volume ni l'énergie de mouvement de celle de l'éléphant ».

Vous voyez par ce texte que Cuvier ne se contente pas de restaurer le squelette du Paléothérium, mais qu'il est capable de reconstituer d'autres détails, notamment les contours du corps.

Quelle méthode utilise-t-il pour affirmer l'existence d'une trompe et même déterminer sa longueur ?

Quel nom donne-t-on à la science qui compare entre elles les structures d'animaux ?

Cuvier qui a un grand talent de dessinateur esquisse la silhouette de l'animal (figure 4 D p. 341 et bas de la figure 1 p. 337).

Texte n° 4

« Si les intestins d'un animal sont organisés de manière à ne digérer que la chair récente, il faut, aussi que ses mâchoires soient construites pour dévorer une proie, ses griffes pour la saisir et la déchirer, ses dents pour la découper et la diviser, le système entier de ses organes du mouvement pour la poursuivre et pour l'atteindre, ses organes des sens pour l'apercevoir de loin ; il faut même que la nature ait placé dans son cerveau l'instinct nécessaire pour savoir se cacher et tendre des pièges à ses victimes.

« Pour que la mâchoire puisse saisir, il lui faut une certaine forme de condyle, un certain rapport entre la position de la résistance et celle de la puissance avec le point

d'appui, un certain volume dans le muscle temporal qui exige une certaine étendue dans la fosse qui le reçoit, et une certaine convexité de l'arcade zygomatique sous laquelle il passe ; cette arcade doit aussi avoir une certaine force pour donner appui au masséter.

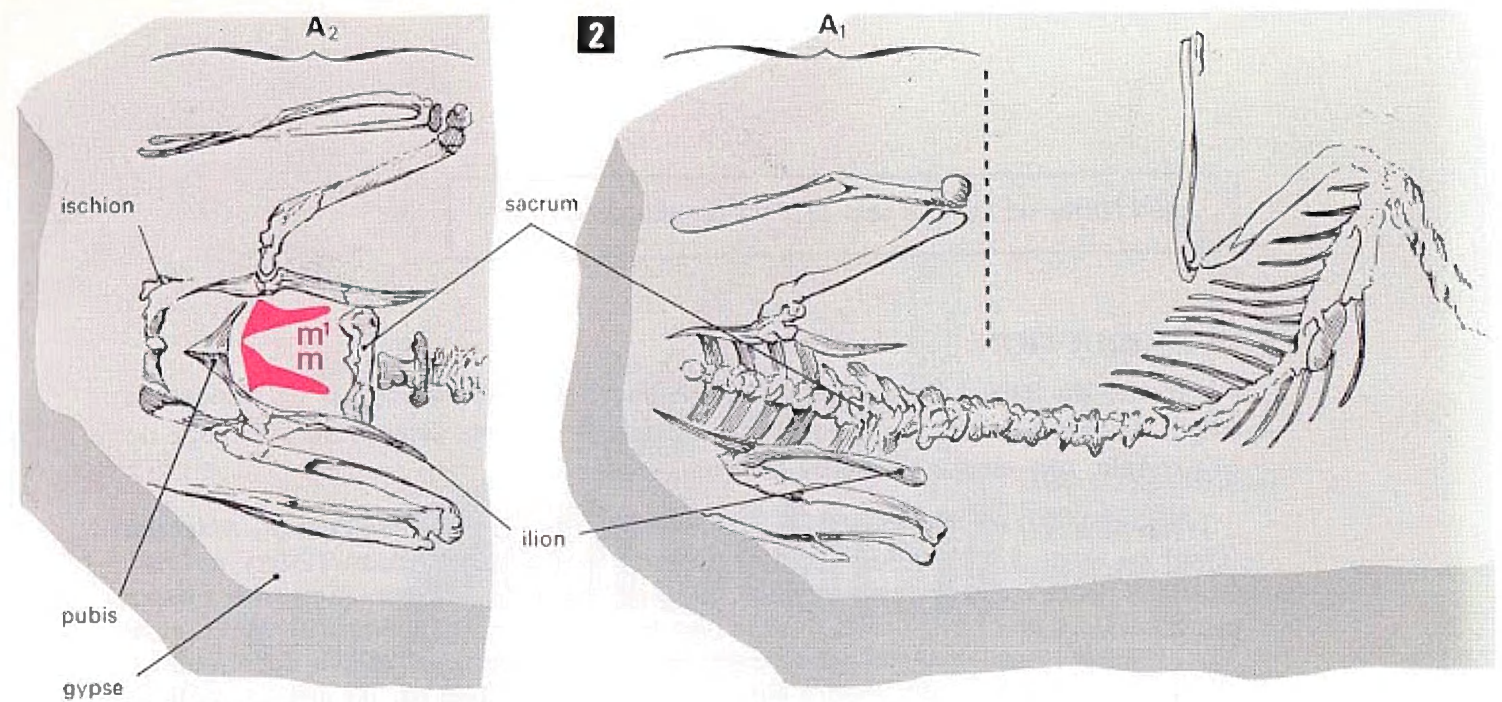
« Pour que l'animal puisse emporter sa proie, il lui faut une certaine vigueur dans les muscles qui soulèvent sa tête, d'où résulte une forme déterminée dans les vertèbres où les muscles ont leurs attaches, et dans l'occiput où ils s'insèrent.

« Pour que les dents puissent couper la chair, il faut qu'elles soient tranchantes et qu'elles le soient plus ou moins selon qu'elles auront plus ou moins exclusivement de la chair à couper. Leur base devra être d'autant plus solide qu'elles auront plus d'os et de plus gros os à briser. Toutes ces circonstances influenceront aussi sur le développement de toutes les parties qui servent à mouvoir la mâchoire...

« En un mot, la forme de la dent entraîne la forme du condyle, celle de l'omoplate, celle des ongles, tout comme l'équation d'une courbe entraîne toutes ses propriétés. »

Le principe qu'utilise Cuvier dans ce texte est celui de la « *corrélation des organes* ». Pouvez-vous l'illustrer en prenant un exemple autre qu'un Carnivore ? Ce principe est-il aussi général que le prétend Cuvier ?

Si vous disposez d'une tête osseuse de chat ou d'un autre félin (Lion, Tigre...) observez-la et comparez-la avec celle d'un chien. Déduisez-en la puissance relative de leurs muscles masticateurs, l'efficacité de leur action (rapport des bras de levier, point d'appui = condyle ; point d'application de la force = insertion du muscle sur la mandibule ; résistance = dents actives). - Quand un chien croque un os, où le place-t-il ? Pourquoi ? Est-il plus facile ou difficile d'ouvrir de force la gueule d'un félin que celle d'un canidé ? Pourquoi ?



Imaginez maintenant que le Chat et le Chien disparaissent de la surface du globe et qu'un paléontologiste découvre leurs têtes osseuses fossilisées. Comment pourrait-il supposer les modes de vie de l'un et de l'autre et déduire quelques autres caractères se rapportant aux membres ? Pourquoi cet exercice vous est-il proposé dans cette leçon ?

Texte n° 5

L'identification par Cuvier d'une petite Sarigue parmi les ossements fossiles du gypse de Montmartre est un exemple célèbre d'application de sa loi de corrélation des organes.

De l'étude minutieuse du squelette enchâssé dans un bloc de gypse Cuvier déduit qu'il s'agit :

- a. d'un insectivore, à denture de Hérisson ;
- b. d'un Marsupial, à cause du repliement des angles mandibulaires vers l'intérieur de la bouche. (Les marsupiaux sont classés d'après leur régime et leur denture en insectivores, rongeurs, herbivores et carnivores ;
- c. d'une Sarigue, proche d'une espèce actuelle du Brésil. (Il a dû pour cela recréer sa pierre au niveau d'un pied postérieur pour trancher, d'après la forme des doigts, entre les genres Sarigue et Dasyure).

« L'animal devrait donc posséder des os marsupiaux (« deux os longs et plats qui s'articulent au bord antérieur du pubis et servent à soutenir les bords de la bourse où ces animaux portent si longtemps leurs petits »)¹.

« Il fallait trouver ces os dans ce squelette fossile, sous peine de laisser ma démonstration incomplète...

« Je remarquai que, lors de la séparation de la pierre en deux parties, l'épine du dos (colonne vertébrale) s'était fendue longitudinalement ; que la face dorsale était restée dans la pierre où l'on voyait la tête et que la face ventrale était sur la pierre opposée.

« Je jugeai aussitôt que la partie antérieure du bassin devait être enfoncée dans la substance de cette seconde pierre **2** A₁... Je creusai avec précaution, au moyen d'une fine pointe d'acier, et j'eus la satisfaction de mettre à découvert toute cette partie antérieure du bassin, avec ses deux os marsupiaux que je cherchais et tout semblables à leurs analogues dans les Sarigues (En rouge m et m¹ de **2** A₂).

« Cette opération se fit en présence de quelques personnes à qui j'avais annoncé d'avance le résultat, dans l'intention de leur prouver la justesse de nos théories zoologiques, puisque le vrai cachet d'une théorie est sans contredit la faculté qu'elle donne de prévoir les phénomènes. »

Comment s'y prend Cuvier pour faire apparaître les os marsupiaux ? La figure représente ce que le célèbre naturaliste nomme la « seconde pierre ». Comparez les aspects A₁ et A₂ du bassin de l'animal. Pourquoi la tête n'est-elle pas visible sur la figure ?

1. Ces os ne sont pas en connexion aussi étroite avec la poche marsupiale puisqu'ils existent aussi chez les mâles qui n'ont pas cet organe développé.

INTRODUCTION

Au centre du Bassin Parisien, les terrains éocènes se terminent par un important dépôt de gypse (pierre à plâtre) dont l'épaisseur maxima atteint, au voisinage de la capitale, une cinquantaine de mètres.

L'ensemble forme une vaste lentille dont les bords amincis atteignent Pont-Ste-Maxence (Oise) au Nord, La Ferté-Alais au Sud, Mantes à l'Ouest, Château-Thierry à l'Est. Quelques lits de marne blanche séparent les assises de gypse saccharoïde en trois masses principales. La plus superficielle, donc la plus récente, est la plus épaisse (17 mètres) et la plus exploitée (sous le nom de première masse ou grande masse). C'est elle qui a fourni à Montmartre la plupart des fossiles étudiés plus loin, complétés par les apports de la 2^e masse ou masse moyenne exploitée à Vitry, Villejuif...

Une exploitation active, autrefois à Montmartre **3**, Belleville, Ménilmontant, se poursuit aujourd'hui autour de la capitale (Corneilles, Argenteuil, Noisy-le-Sec...).

Ce gisement représente sans doute le dépôt d'évaporation d'une eau peu profonde sous un climat sec et chaud.

La mise à jour par les carriers de nombreux ossements permit à Cuvier¹ de reconstituer, par une étude sagace, toute une faune de Mammifères parmi lesquels nous citerons les genres Anoplothérium, Paléothérium, Xiphodon.

1 RECONSTITUTION DE QUELQUES VERTÉBRÉS DU GYPSE

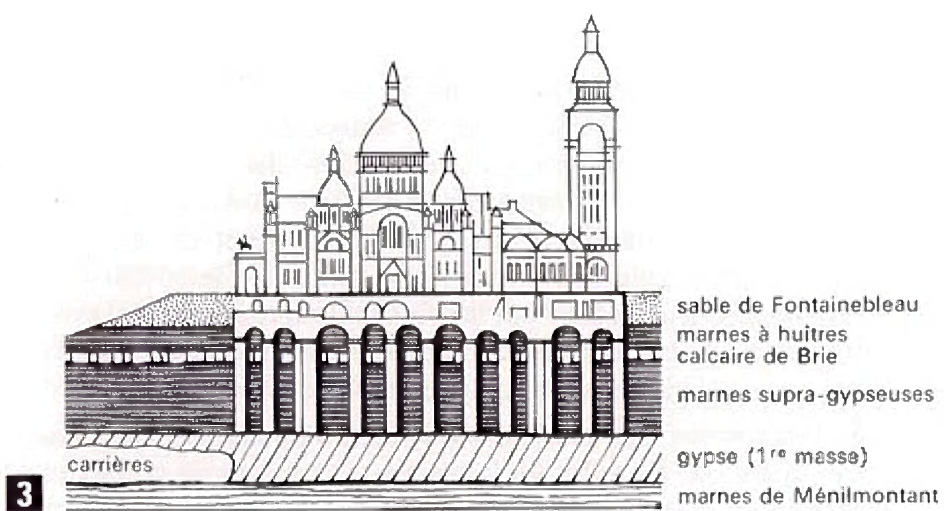
La reconstitution d'un squelette à partir d'ossements dispersés est un travail qui demande des qualités rares de patience, d'habileté et d'observation. Ces qualités, Cuvier les possédait assurément. Écoutons-le afin de mieux mesurer les difficultés de l'entreprise.

« Pour restaurer la tête d'un animal fossile il s'agit d'en reproduire la forme générale et de fixer le détail de chaque partie. La forme générale exige que nous déterminions le plan, le profil et la coupe ; il faut en prendre des coupes en plusieurs endroits différents.

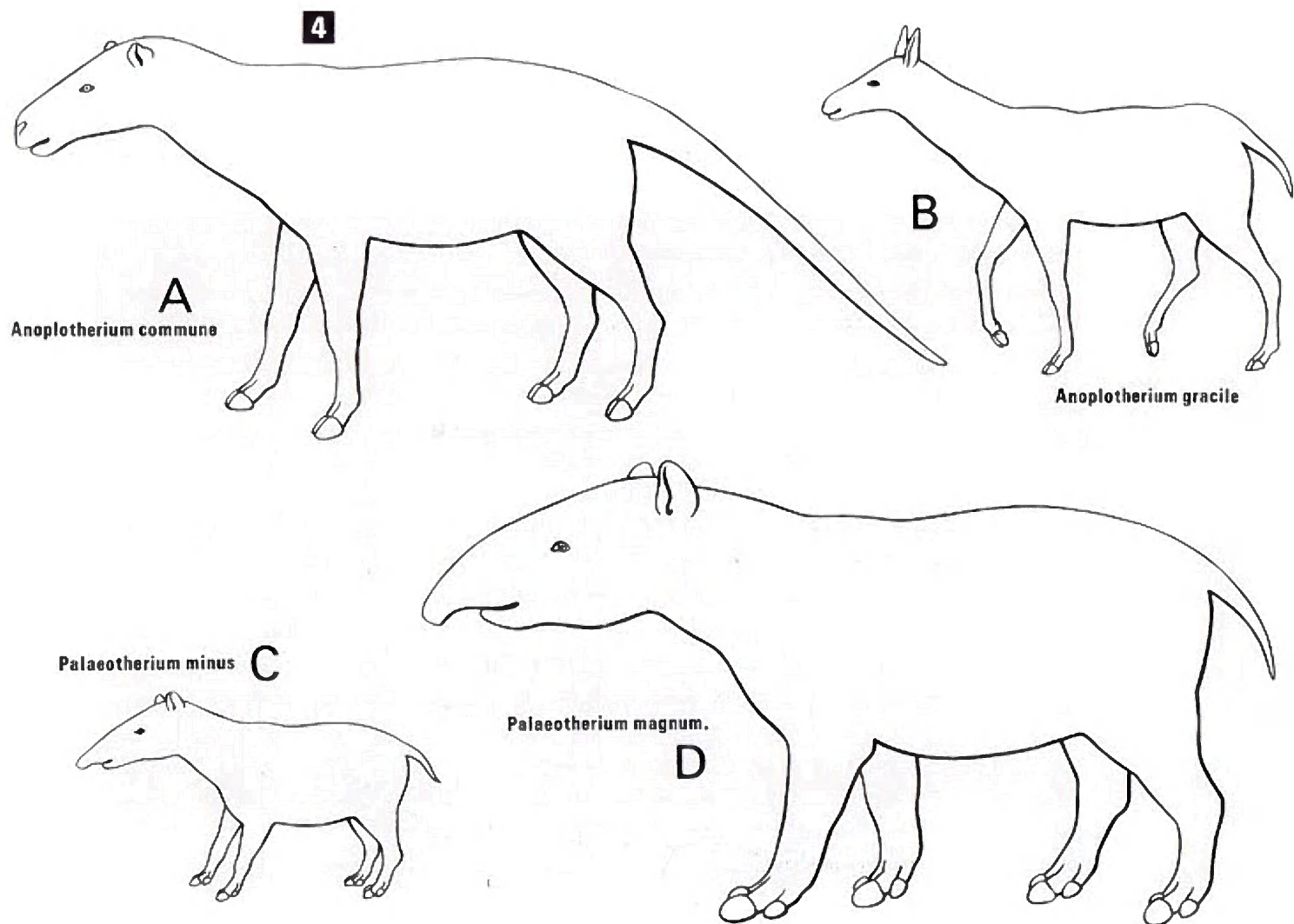
« Dans l'état où sont les os de nos carrières, il n'était guère possible d'espérer une tête complète ; les fragments que les ouvriers apportent, déjà fort mutilés par eux, tombent souvent en miettes lorsqu'on veut les dégager du plâtre qui les enveloppe ; il faut dessiner à mesure qu'on creuse dans ce plâtre et fixer ainsi les traces des pièces qu'on détruit nécessairement ; il faut aussi plus de détails dans la description... »

Vous avez vu (page 337) comment il reconstitua le Paléothérium ou plutôt les Paléothériums, car il en identifia 5 espèces dont la taille variait de celle du Lapin (*Palaeotherium minus* **4** C) à celle du Cheval (*Palaeotherium magnum* **4** D).

1. Georges Cuvier (1769-1832) né à Montbéliard d'une famille protestante originaire du village de Cuvier (Jura). Étudiant à Stuttgart (dont dépendait Montbéliard). Ses travaux sur les Mollusques (1794) appréciés par Geoffroy Saint-Hilaire le font appeler à Paris pour une chaire au Muséum et au Collège de France.



Fondations du Sacré-Cœur de Montmartre.
La basilique repose sur le gypse par 83 piliers de 43 m de hauteur



De la même façon, il restaure et dénomme une série d'autres Mammifères parmi lesquels nous retiendrons : l'**Anoplothérium** (de *a*, privatif, *hoplon*, arme, et *therion*, bête : animal sans arme), ainsi dénommé par Cuvier parce qu'il est dépourvu à la fois de cornes et de toute dent saillante 4 et 5. Les molaires de ce préruminant présentent un tubercule arrondi et des croissants d'émail. Ses pattes ont trois doigts, dont un rudimentaire et deux égaux, mais sans os canon. Son énorme queue aplatie fait dire à Cuvier que cet animal avait probablement une existence amphibie, comme la Loutre, et qu'il plongeait pour chercher « les racines et les tiges succulentes des plantes aquatiques ».

Le **Xiphodonte** (*Xiphodon* ou *Anoplotherium gracile*) au corps svelte et aux pattes fines (figure 4 B) a des molaires aux tubercules en croissant. « Léger comme la gazelle ou le chevreuil, le Xiphodonte devait courir rapidement autour des marais et des étangs où nageait l'**Anoplothérium** ».

Cuvier a laissé au Muséum les documents paléontologiques sur lesquels il s'est appuyé 5 : « Toutes les pièces sur lesquelles reposent ces découvertes sont aujourd'hui au Muséum où elles ont été placées méthodiquement avec des renvois exacts, en sorte que les naturalistes pourront vérifier de tout temps ce que j'en ai dit. »

2 PRINCIPE DE CORRÉLATION DES ORGANES

Les découvertes paléontologiques se réduisent souvent à des fragments de fossiles, parfois un seul os, une ou quelques dents (les dents sont les pièces du squelette les plus résistantes à la destruction, les plus fossilisables, et des plus significatives du régime alimentaire de l'animal). Cuvier a montré la possibilité de les identifier en se basant sur l'**anatomie comparée**.

Son livre *Recherches sur les ossements fossiles* (publié à Paris et Amsterdam en 1812 et 1822), dont nous avons cité quelques passages, est resté justement célèbre.

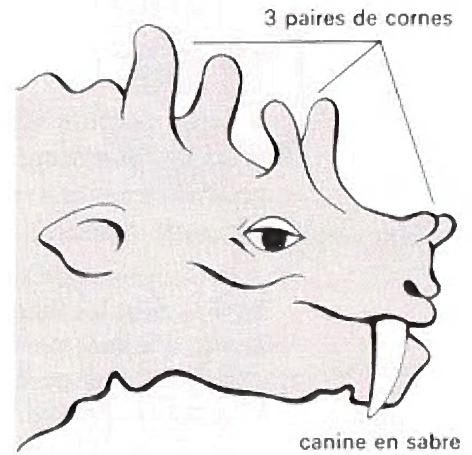
Cuvier y formule quelques principes directeurs issus de constatations sur les organismes actuels. Le principal est le *principe de corrélation des organes* ou « *Loi de coexistence des rapports qui lient les différentes parties du corps* » : tout animal spécialisé dans un certain genre de vie a, en gros, des organes en accord avec celui-ci. Le Cétacé est un mammifère modifié dans toutes les parties de son corps. Un félin est un carnassier non seulement par ses dents et ses griffes, mais aussi par son squelette, sa musculature et ses organes des sens (voir texte n° 4 page 338).

Cuvier qui a mis en relief la valeur de ces corrélations les a utilisées avec bonheur. Il trouve que *des caractères s'appellent mutuellement* tandis que *d'autres s'excluent nécessairement*. Ses restaurations constituaient un excellent banc d'essais.

« Je n'ai point d'expressions pour peindre le plaisir que j'éprouve en voyant, à mesure que je découvrais un caractère, toutes les conséquences plus ou moins prévues de ce caractère se développer successivement ; les pieds se trouver conformes à ce qu'avaient annoncé les dents ; les dents à ce qu'annonçaient les pieds ; les os des jambes, des cuisses, tous ceux qui devaient réunir ces deux parties extrêmes, se trouver conformés comme on pouvait le juger d'avance ; en un mot, chacune de ces espèces renaître pour ainsi dire, d'un seul de ces éléments. »

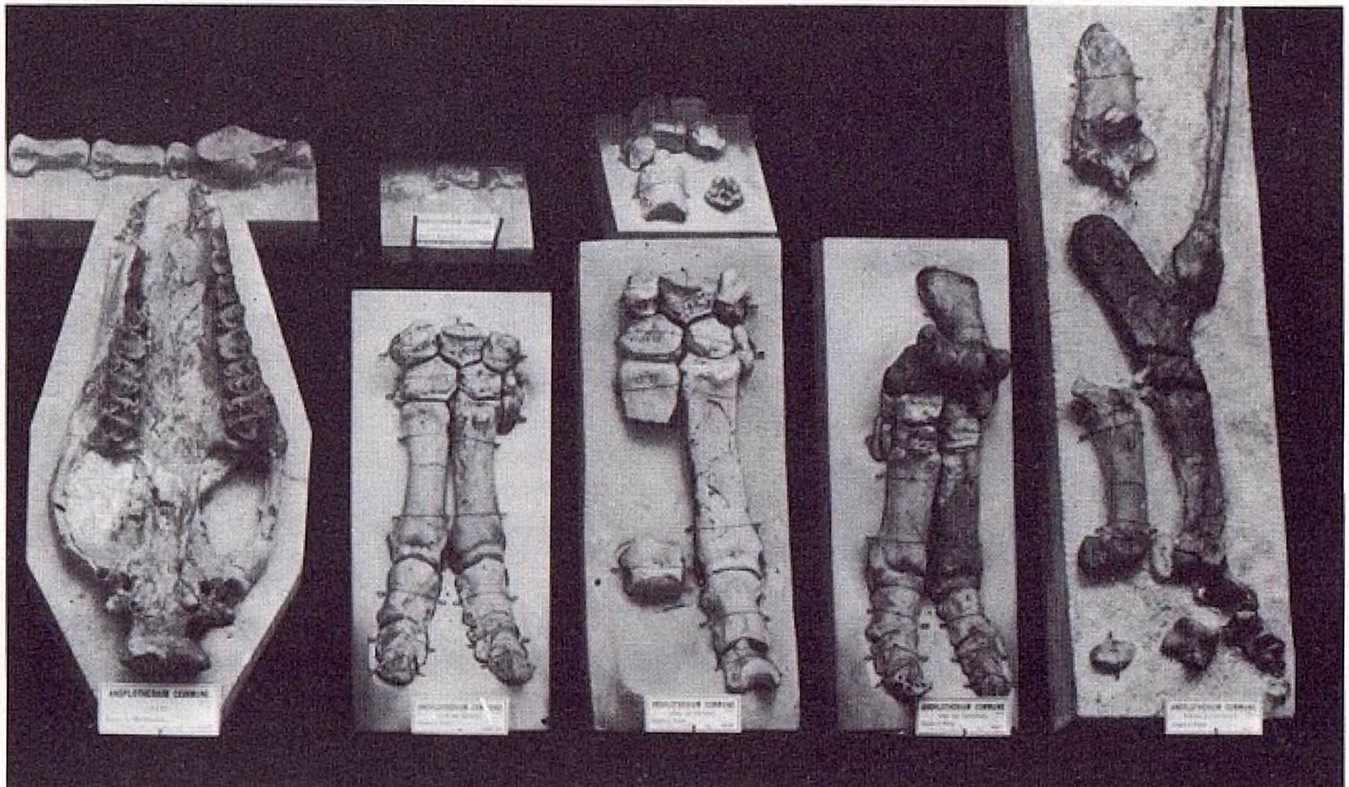
« ...J'y présente une partie de mes recherches dans l'ordre, ou plutôt le désordre où je les ai faites, dans l'idée que cette irrégularité me donnera les démonstrations les plus fortes de la justesse des principes généraux qui m'ont conduit dès l'abord, puisque les morceaux venus ainsi après les autres n'ont presque jamais contrarié ce que les premiers m'avaient fait conclure, et que le nombre des pas rétrogrades auxquels j'ai été contraint est presque nul comparé à celui des pressentiments qui se sont vérifiés. »

Parmi les succès retentissants de l'illustre paléontologiste, il faut citer la démonstration faite en public sur la Sarigue (page 339) restée justement célèbre. Néanmoins le principe n'est sans doute pas aussi absolu que le voulait Cuvier : la biologie n'a pas la rigueur ni la simplicité des mathématiques. Ainsi, Dinoceras, de l'Éocène, qui ressemble aux Ruminants par ses cornes et ses molaires et dont les membres épais évoquent l'Éléphant, possède deux énormes canines en forme de sabre 6 comme les Carnivores.



6 DINOCERAS

5 Ossements d'*Anoplotherium commune* du gypse parisien. Rassemblés, identifiés, restaurés et utilisés par Cuvier pour ses reconstitutions de l'animal. (Ancienne vitrine du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris.)



1 ÉQUIDÉS ACTUELS

Cheval, Ane et Zèbre¹ sont des herbivores et des coureurs.

- Leur denture **7**, correspondant à leur régime alimentaire, comprend des incisives qui saisissent et coupent, des molaires râpeuses en longs fûts prismatiques, à couronne plate avec replis d'émail séparés d'intervalles comblés de ciment. Il n'y a pas de canines, ou elles restent rudimentaires.

Ces coureurs de steppes, de grandes étendues herbeuses, consomment surtout des graminées dont les feuilles, riches en minuscules granulations de silice, usent rapidement les dents, d'autant plus que, l'herbe étant peu nutritive, l'animal doit en consommer beaucoup. Cette usure limite la durée de vie d'un cheval sauvage à une vingtaine d'années. Exceptionnellement, certains chevaux domestiques qui mangent plus de grain que d'herbe peuvent atteindre trente ou quarante ans, tandis que les chevaux du Veld sud-africain, aux herbes très siliceuses, ne dépassent guère la dixième année, les dents à cet âge étant usées jusqu'à l'os maxillaire (ils meurent de faim).

- Les membres des Équidés **8** sont longs et fins, avec métacarpien ou un métatarsien robuste et allongé (os canon), deux métacarpiens ou deux métatarsiens réduits à des stylets, un seul doigt redressé de telle sorte qu'il ne touche le sol qu'avec le sabot enveloppant la dernière phalange.

Dans la marche ou la course, ce doigt porteur réagit successivement comme amortisseur et comme réacteur : quand le sabot touche le sol, les phalanges s'abaissent et amortissent, des ligaments freinant ce mouvement. Puis, le corps se déplaçant en avant, le doigt s'infléchit brusquement vers l'arrière grâce à d'autres ligaments, restituant de la force vive (réaction). D'où le nom de « patte à ressort » donné parfois pour caractériser le système.

Cubitus et péroné atrophiés sont soudés respectivement au radius et au tibia. L'articulation de ces derniers avec le carpe et le tarse, en poulie très creuse, ne permet que des mouvements pendulaires parallèles au plan de symétrie du tronc, c'est-à-dire marche, course ou ruade, excluant toute autre utilisation du membre.

Cette spécialisation du membre vers la locomotion à grandes foulées est considérée comme une bonne adaptation à la course.

Mais celle-ci, riche de modalités (courses de vitesse, de fond, d'obstacles...), fait appel à de nombreux facteurs, respiratoires, circulatoires, musculaires, nerveux (encore des corrélations) et n'est pas l'apanage exclusif d'un type squelettique. L'Antilope (2 doigts) et le Guépard qui la poursuit (4 et 5 doigts) sont bien plus rapides que le Cheval. Le cheval de trait qui tire de lourdes charges ne court pratiquement pas. Par contre, les éleveurs, en dirigeant la reproduction de types particulièrement doués pour la course, ont obtenu un animal ultralongiligne, à la poitrine très développée, au ventre très réduit, dont la taille a grandi (de 1,45 m au début du pedigree, pour atteindre 1,60 m actuellement), aux magnifiques performances (vitesse de l'ordre de 65 km/h... mais guépard 115 km/h !).

Dans l'ensemble, le Cheval réalise l'union de la puissance et de la vitesse, que l'Homme a su utiliser (pensez aux diligences, aux cavaleries militaires, aux westerns où le cheval court vite tout en portant une charge sur le dos (cavalier) ou par un trait (chariot, traîneau) et qu'évoque la notion de « cheval-vapeur ».

1. A côté desquels on peut citer deux espèces asiatiques : l'Onagre et l'Hémione. On distingue en réalité plusieurs espèces de Chevaux, Anes, Zèbres. Mulet et Bardot sont des hybrides d'espèces (croisement âne-jument et cheval-ânesse).

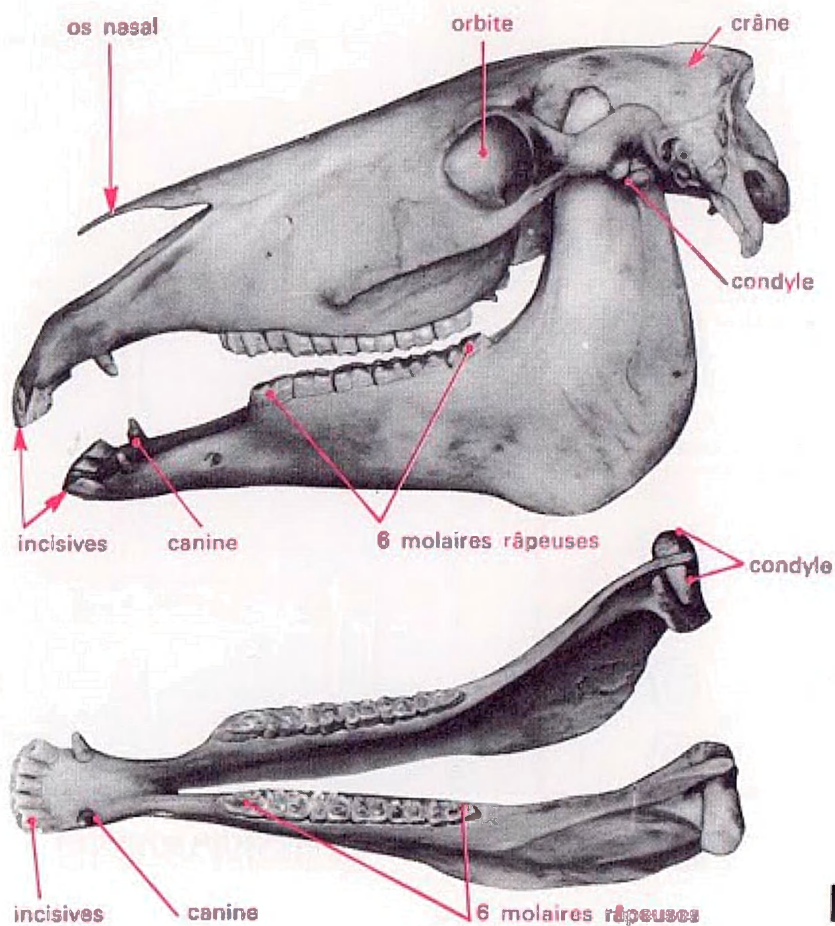
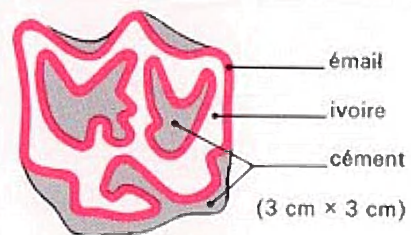
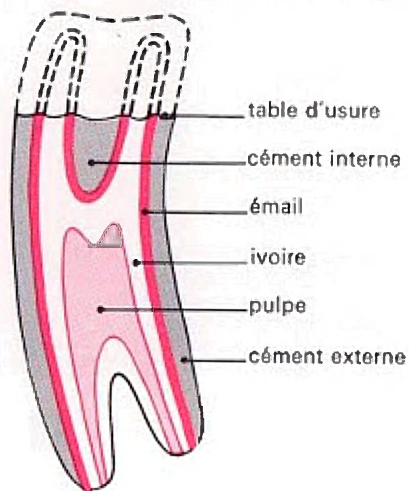


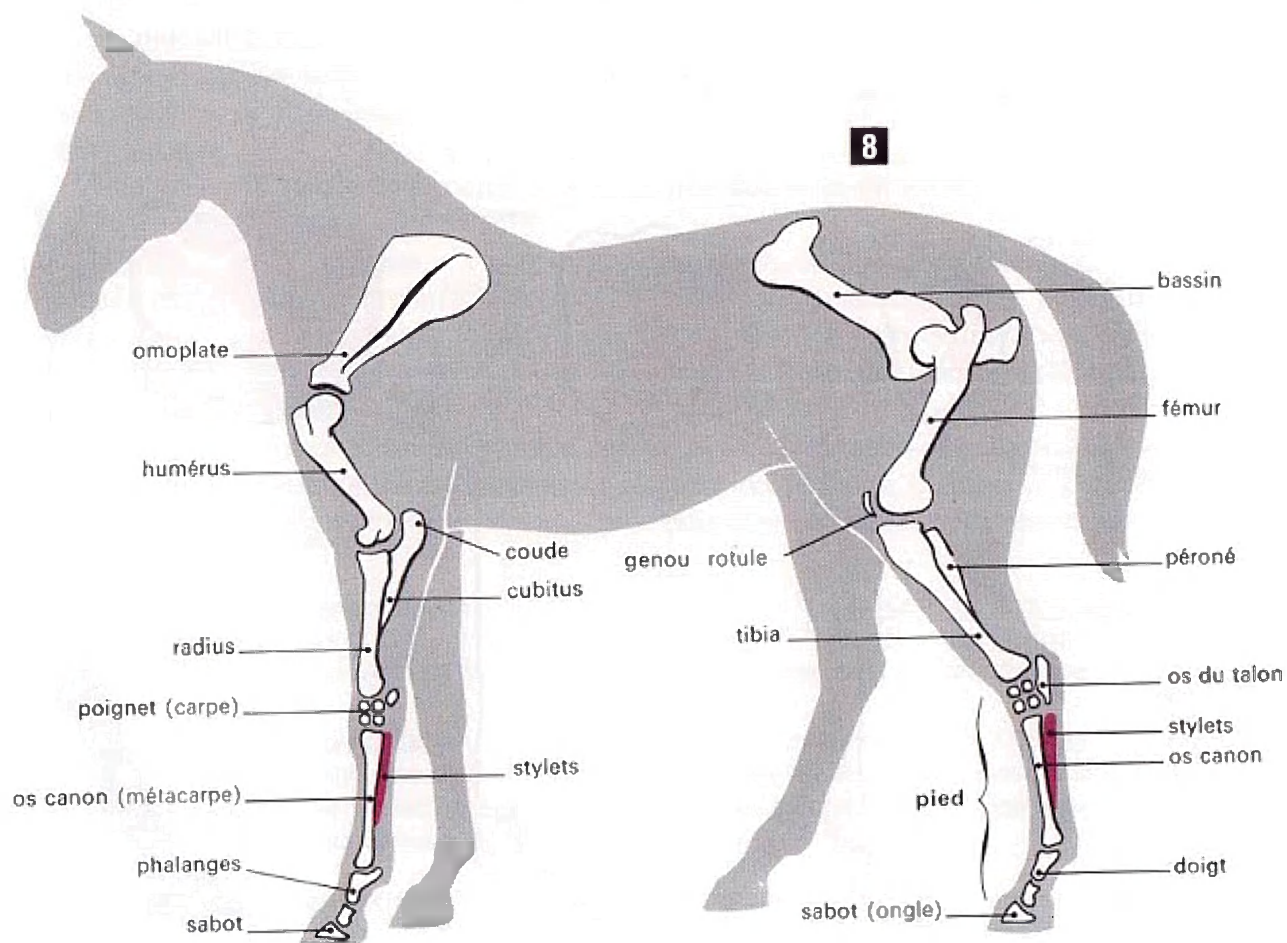
table d'usure
d'une molaire supérieure



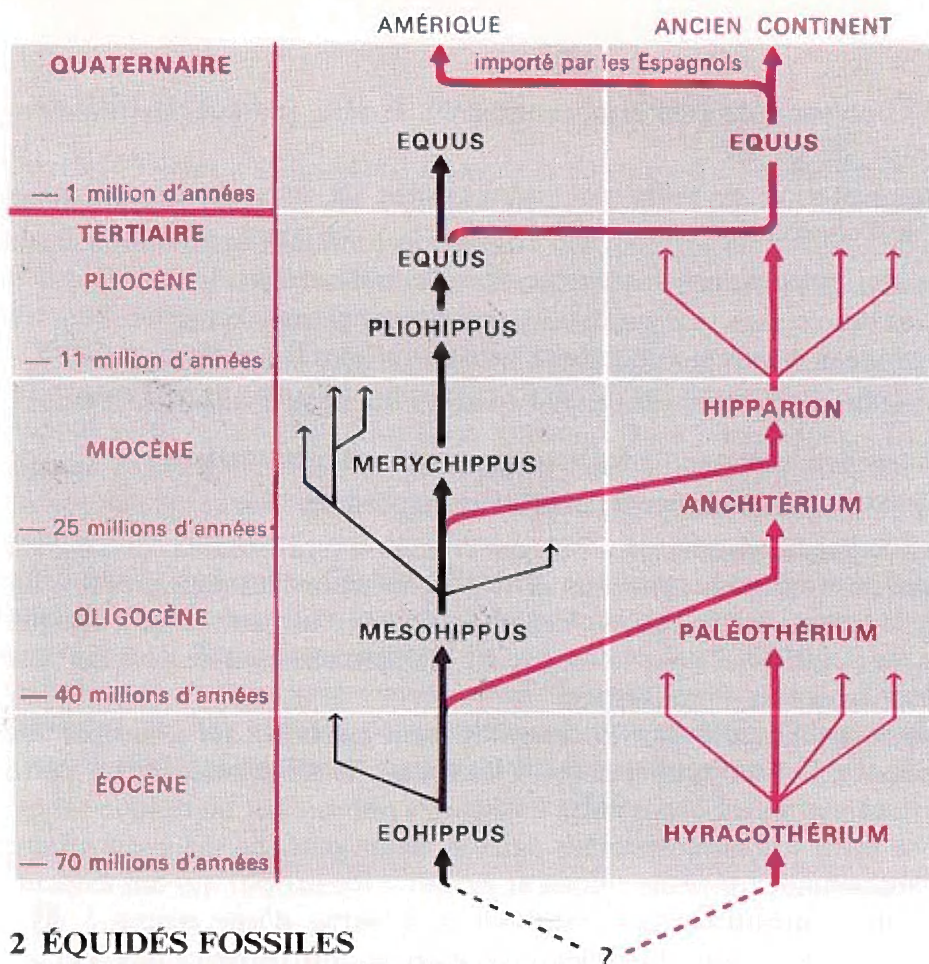
coupe d'une molaire



7



8



11

Lignées évolutives des Équidés d'Amérique et de l'Ancien Continent. Quelques espèces seulement ont été retenues. A la notion d'orthogénèse s'ajoute celle d'évolution parallèle ou même divergente (buissonnante).

2 ÉQUIDÉS FOSSILES

Les restes les plus anciens du genre *Equus* viennent des terrains pliocènes d'Amérique du Nord, c'est-à-dire datent de la fin du Tertiaire. Mais les formations tertiaires plus anciennes (miocènes, oligocènes, éocènes) ont livré une série de formes s'éloignant graduellement du cheval au fur et à mesure qu'elles datent d'un passé plus lointain, et dans lesquelles on a vu les ancêtres de plus en plus éloignés du cheval actuel.

Cette série d'Équidés américains comprend une douzaine de stades bien définis. La figure 9 en retient cinq.

Le premier est l'*Eohippus*, « l'aurore des chevaux », de l'Éocène inférieur. De la taille d'un lièvre, d'un renard tout au plus, il avait des molaires courtes, à racines bifurquées, à couronnes sans ciment, coupantes pour les prémolaires, pourvues de tubercules chez les grosses molaires 9 et 10. Cette denture rappelle celle d'un omnivore actuel.

La patte antérieure possédait quatre doigts, le troisième plus développé que les autres. Trois doigts complets terminaient la patte postérieure. Cubitus et péroné étaient bien développés ; avant-bras et jambe pouvaient effectuer des mouvements de rotation.

De la forme des phalangettes on peut déduire qu'il portait des sabots ; de la disposition des facettes articulaires et de la fixation des ligaments, qu'il existait sous les doigts des rembourrages de tissu conjonctif élastique (coussinets) comme dans la patte des rongeurs et des carnivores.

Vraiment *Eohippus* rappelle peu le Cheval¹. Mais il ressemble assez à *Orohippus* et celui-ci à *Mesohippus*, etc., pour que l'on puisse considérer ces animaux comme formant, dans la suite des temps tertiaires, une même famille, un groupe par enchaînement dont le cheval actuel serait le dernier représentant.

1. Une mâchoire isolée trouvée en 1839 avait été baptisée *Hyracotherium* parce que sa denture rappelait celle de l'Hyrax actuel ou Daman (ongulé herbivore d'Afrique, de la taille d'un lapin).

A partir de l'**Orohippus** (du grec *oros*, montagne), la série présente les transformations suivantes **9** et **10** :

- graduelle augmentation de taille avec allongement du museau, complication progressive de l'encéphale¹;
- molarisation des prémolaires, transformation des molaires par :
 - a. allongement des racines qui, peu à peu, deviennent prismatiques,
 - b. fusion des tubercules en crêtes d'émail de plus en plus compliquées,
 - c. apparition et développement de ciment entre les crêtes, et d'une table d'usure;
- réduction des doigts latéraux, de leurs métacarpiens et métatarsiens;
- atrophie de plus en plus marquée du cubitus et du péroné;

Ainsi se marque le passage gradué d'un type omnivore puis brouteur de pousses (bourgeons, feuilles et rameaux : chevaux de forêts), et seulement digitigrade, à un type graminivore (chevaux de prairies), onguligrade, avec un seul doigt à chaque patte, parfaitement conformé pour la course. Il y a **spécialisation** de plus en plus nette, et développement de l'intelligence.

Les trois doigts des Équidés de l'Éocène Oligocène portaient sur le sol par des coussinets élastiques, l'effort principal étant fourni par le doigt médian. La patte à coussinet devient peu à peu une « patte à ressort » portant sur un unique sabot.

Les variations étant toujours orientées dans le même sens, on dit avoir affaire à une **série orthogénétique** (de *ortho* : droit et *genesis* : formation) qui fait évidemment penser à des transformations progressives à partir d'une espèce (**11** p. 347). *Equus* serait un lointain descendant de *Eohippus* du Tertiaire inférieur.

Cette manière de voir paraît confirmée par des apparitions sporadiques de doigts latéraux prolongeant les stylets chez les chevaux actuels (Bucéphale, le célèbre cheval d'Alexandre, était, paraît-il, tridactyle), apparitions considérées, au moins dans certains cas, comme des rappels d'un caractère ancestral. Les stylets sont des *organes rudimentaires* (figures **9** et **10** page 346).

On peut résumer cette histoire tertiaire à grands traits :

a. Au début, nous trouvons, sous un climat humide à végétation forestière, des « chevaux » à quatre, puis trois doigts, adaptés au déplacement en terrain mou. Leurs dents, à tubercules ou à crêtes, correspondent à un régime de bourgeons, feuilles et rameaux.

b. A partir du Miocène, sous des périodes plus sèches, des steppes et grandes prairies remplacent les forêts. Les chevaux onguligrades, adaptés au régime graminivore, font de longues courses sur des sols durs.

Remarques :

a. Les terrains tertiaires de l'ancien continent ont donné des squelettes d'Équidés qui ne permettent pas d'établir une série orthogénétique. Les géologues pensent que les espèces européennes dérivèrent des Équidés américains et émigrèrent d'Amérique vers l'ancien monde (**11** page 347).

b. En Amérique, le genre *Equus* s'éteignit au Quaternaire. Il y fut réintroduit par les Espagnols auxquels il permit une conquête militaire facile.

c. Avec toutes les espèces fossiles pouvant plus ou moins se rattacher à la lignée précitée, « l'arbre généalogique » s'épaissit d'autant. Ses nombreux rameaux donnent l'image d'un buisson. On dit que *l'évolution est buissonnante* (**11** p. 347).

1. Le moulage de la cavité crânienne permet de connaître la taille de l'encéphale et de ses parties.

3 CONCLUSION

Quel est l'avenir des Équidés ? Ils avaient déjà disparu de leur berceau du Nouveau Monde avant l'arrivée des Conquistadors. Sans l'Homme leur aire de dispersion serait notoirement réduite. Les chevaux des gauchos et des cow-boys des pampas et des grandes prairies américaines sont les descendants, redevenus sauvages, des chevaux débarqués par les conquérants espagnols.

Plusieurs espèces d'Équidés sauvages se sont éteintes à une date récente (Couagga ou *Equus Quagga* du Cap, par exemple). Le groupe paraît donc en régression, surtout si on le compare à certains autres, tels les Ruminants. Ces Ongulés, herbivores aussi, dont l'histoire géologique s'est déroulée au Tertiaire dans l'ancien monde, comprennent encore un grand nombre et une grande diversité de genres, répartis sous toutes les latitudes et tous les climats (Rennes et Élans dans les régions nordiques, Chameaux, Girafes, Buffles, Antilopes dans les zones chaudes...), en haute altitude comme en plaine (Chamois, Bouquetins, Lamas, Yacks en haute montagne...). Sans doute doivent-ils, en partie, leur réussite à leur estomac plus perfectionné pour digérer plus complètement les végétaux. Certaines espèces disparues de nos régions ont survécu en émigrant (Rennes); d'autres raréfiées sont aujourd'hui protégées (Bison, Bœuf musqué, Okapi...).

Annexe

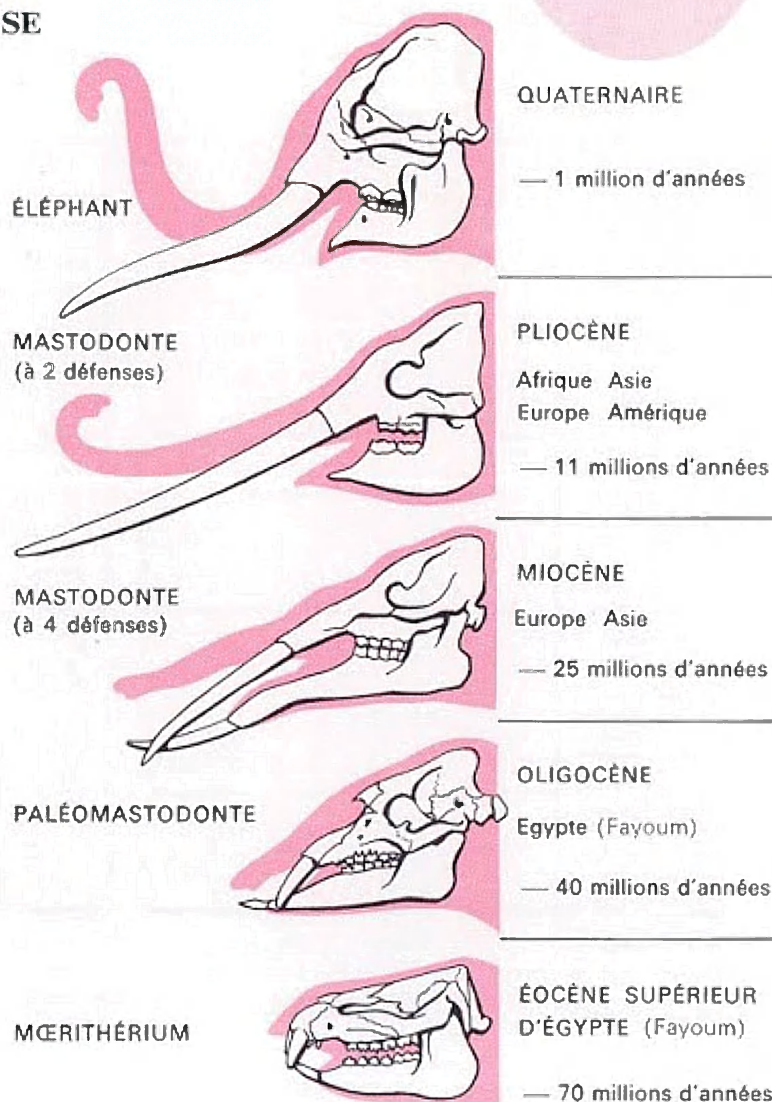
UN AUTRE EXEMPLE D'ORTHOGENÈSE

La richesse des dépôts tertiaires en Mammifères fossiles a permis de reconstituer pour de nombreuses familles des lignées évolutives aboutissant à des genres aujourd'hui très réduits. On y retrouve souvent des séries orthogénétiques, comme par exemple chez les **Proboscidiens** 12. Vous y revoquez, à partir d'un type synthétique, un accroissement de taille accompagner une spécialisation de plus en plus poussée. Mais, tandis que les Équidés présentaient une réduction progressive de doigts latéraux, les Éléphants nous montrent surtout la naissance et l'accroissement d'un nouvel organe : *la trompe*.

Les types très spécialisés qui terminent les séries orthogénétiques apparaissent souvent promis à l'extinction. Les Éléphants réduits aujourd'hui à deux genres de nombre et d'extension limités (*Éléphants d'Asie* et *Éléphants d'Afrique*) sont heureusement protégés des chasseurs par des règlements et des réserves. Un de leurs « cousins », le *Mammouth*, contemporain des Hommes préhistoriques qui l'ont peint et gravé sur les parois de leurs grottes, s'est éteint au Quaternaire récent. On en a retrouvé plusieurs cadavres, en chair et en os, avec leur peau velue, congelés dans le sol glacé de Sibérie.

Exemple d'orthogénèse chez les Proboscidiens (Éléphant). Les incisives se réduisent en nombre et s'allongent en défenses. La trompe se développe progressivement en un organe préhensile important.

12

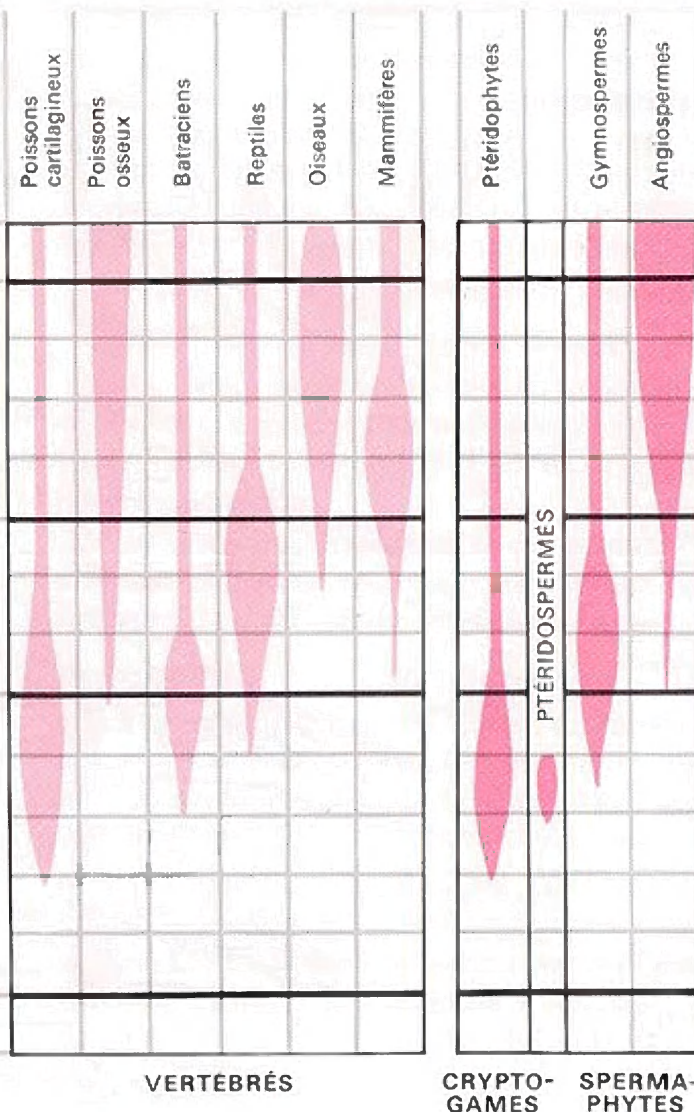


27. Caractères essentiels de l'évolution

La tâche du paléontologiste est double. En rassemblant les caractères de la faune et de la flore d'une époque et en les associant aux caractères sédimentologiques, il reconstitue les *paysages correspondants* : *paléontologie descriptive*. Dans les leçons précédentes, nous vous avons offert quelques reconstitutions d'« images de mondes disparus ». Mais il doit aussi s'efforcer d'enchaîner ces images en une suite cohérente en étudiant les *filiations* entre formes successives : *paléontologie évolutive*. Chemin faisant nous vous avons donné quelques caractères de l'évolution ; nous allons les reprendre et les regrouper en un chapitre.

Cette leçon ne vise pas à vous apprendre des choses nouvelles, mais surtout à vous faire approfondir des problèmes déjà abordés. C'est un chapitre de réflexions sur des matériaux dont vous disposez déjà.

1



1 EXAMEN DU TABLEAU DE LA SUCCESSION DE QUELQUES GROUPES

La figure 1 montre l'ordre d'apparition et le développement des grands groupes de plantes vasculaires et de Vertébrés au cours des temps géologiques. Ce tableau se lit de la manière suivante. Verticalement, de bas en haut, vous suivez le déroulement du temps, du Précambrien à l'époque actuelle. Les diverses colonnes correspondent aux groupes étudiés. Chaque groupe est figuré par une surface dont la largeur est approximativement proportionnelle au nombre des représentants qu'il possédait à l'époque considérée.

Déterminez le moment où est apparu chacun des groupes qui figurent sur ce schéma. Les différentes classes de Vertébrés sont-elles apparues dans l'ordre de complexité croissante ? Même question pour les végétaux vasculaires. Si vous trouvez des exceptions, vous essayerez de les expliquer après avoir fait l'exercice n° 3 et lu la leçon.

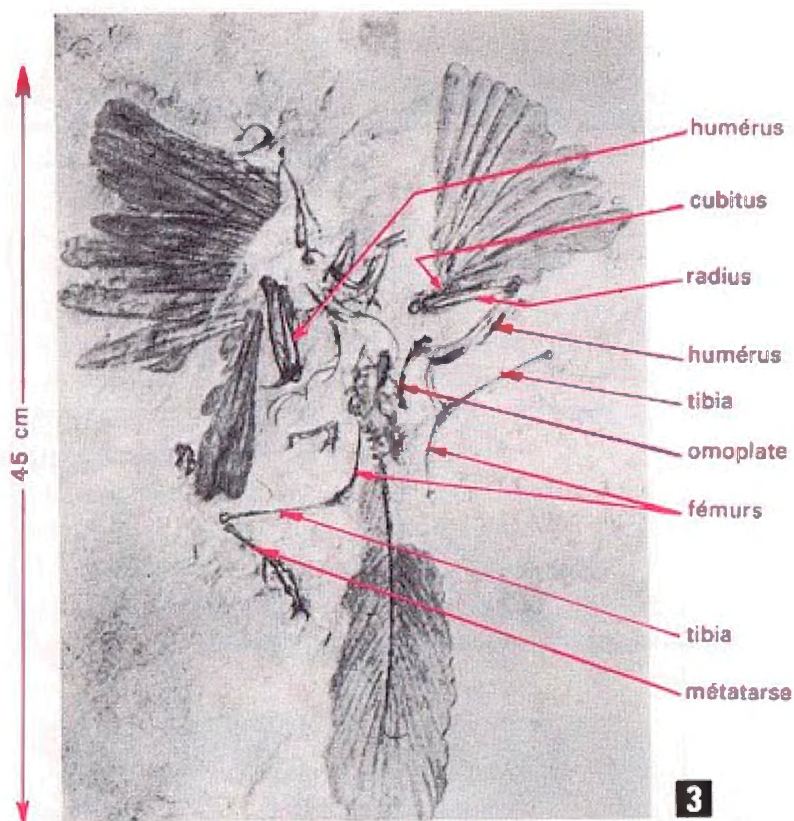
Remarquez, en suivant de bas en haut les différentes surfaces hachurées, que la plupart s'élar-

gissent d'abord et se rétrécissent ensuite. En voyez-vous qui n'ont pas cette forme ? A quoi attribuez-vous la différence ? A quelle époque chacun des groupes figurés a-t-il atteint son apogée ? Quels groupes dominaient à la fin de l'ère primaire ? au Secondaire ? au Tertiaire ?

2 L'ARCHÉOPTÉRYX, UN REPTILE-OISEAU

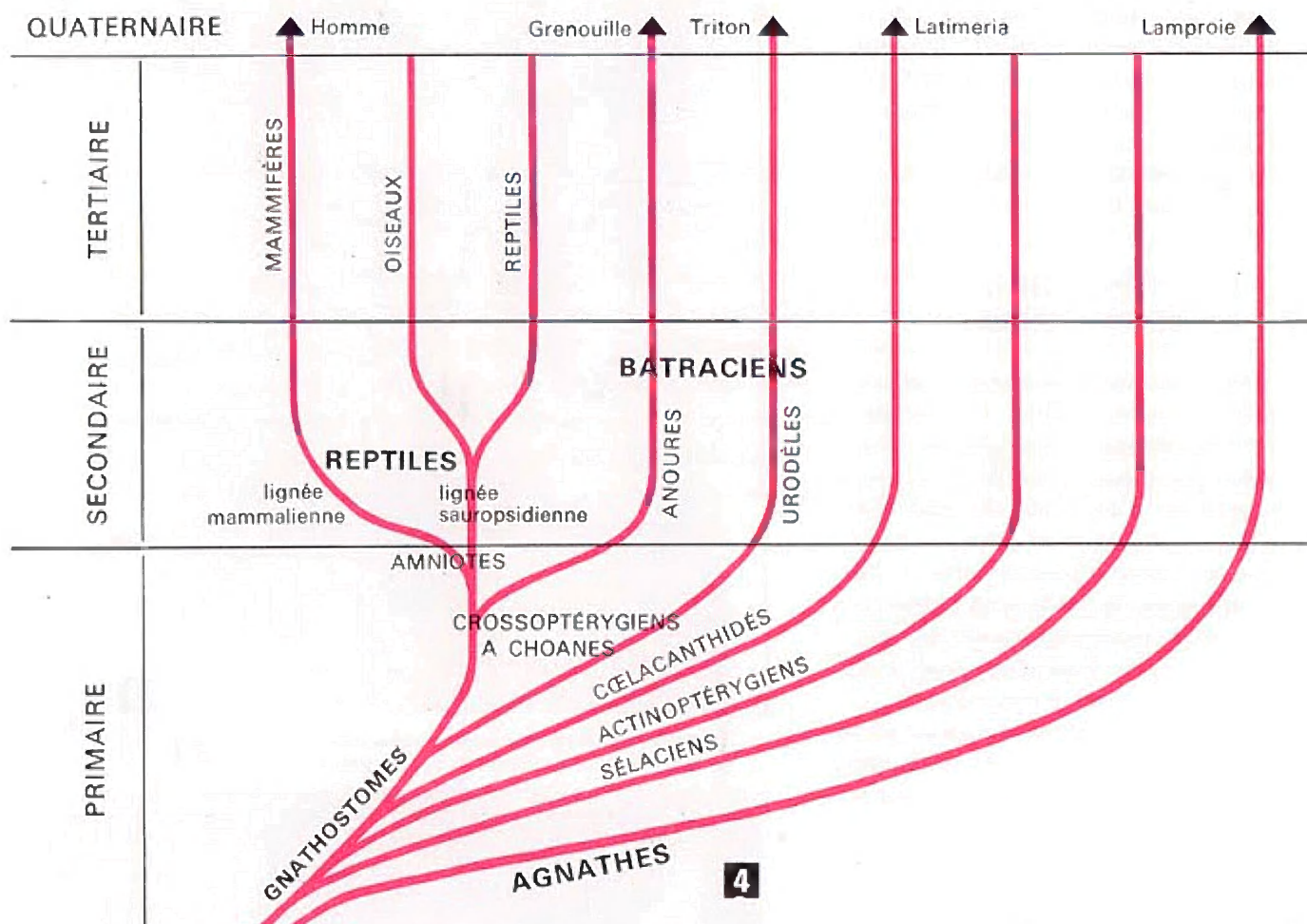
Trois squelettes de cet animal ont été retrouvés dans le calcaire lithographique de Solenhofen (Bavière). Ce calcaire résulte de la consolidation d'un dépôt de vase fine d'un lagon corallien jurassique où ces animaux s'étaient enlisés, en compagnie de toute une faune de l'époque (crustacés, poissons, reptiles volants) fossilisée avec une finesse de détails extraordinaire.

Observez d'abord le document le plus complet, conservé au musée de Berlin **2**. (Le Muséum de Paris en possède un moulage.) Que pensez-vous de la pierre (finesse du grain, fissilité), véritable « schiste » lithographique permettant d'en détacher des plaquettes minces ? De l'animal fossile Citez les fins détails visibles montrant l'excellente conservation du squelette (procédez par régions : tête : dents, œil ; thorax : côtes ; membres : os, articulations, doigts, griffes ; colonne vertébrale, du crâne à l'extrémité de la queue). Les plumes sont-elles présentes ou a-t-on seulement leur empreinte ? L'Archéoptéryx est un animal composite, présentant certains caractères des Oiseaux, d'autres des Reptiles. Recherchez sur la photographie les uns et les autres. Puis dites quels autres êtres composites nous avons déjà rencontrés dans les précédents chapitres. Quels détails nouveaux apparaissent sur la figure **3**, qui représente l'exemplaire conservé au British Museum ?



Exemplaire du Musée de Londres trouvé en 1861, ci-dessous, celui du Musée de Berlin recueilli en 1877. **2**





3 ÉTUDE DE LIGNÉES ÉVOLUTIVES

La figure **4** représente les grands traits de l'évolution des Vertébrés. Le temps y est indiqué comme dans la figure 1. Les lignes rouges représentent les filiations entre groupes. Vous voyez que les Reptiles secondaires forment deux lignées, de même que les Crossoptérygiens à choanes dévoniens. Reportez-vous aux pages 335 et 321. Il s'agit exactement d'un arbre généalogique, et l'exercice consiste à traduire cet arbre en degrés de parenté. Pour y parvenir, vous aurez intérêt à penser aux degrés de parenté

qui vous unissent aux membres de votre famille. Pour établir le degré de parenté de deux individus, on recherche leur premier *ascendant commun*. Si c'est le père, ils sont frères ; si c'est un grand-père, ce sont des cousins germains ; un bisaïeul, ils sont cousins issus de germains. On voit qu'à mesure que cet ascendant est plus éloigné, la parenté est plus faible.

En appliquant ceci au cas des lignées animales, dites si la Grenouille est plus proche parente de l'Homme ou du Triton, si le Latimeria est plus proche parent de la Lamproie ou de l'Homme. Conclusions ?

1 SUCCESSION DES GROUPES : IDÉE DE RELAIS

Nous avons déjà remarqué (page 320) que les différentes classes de Vertébrés étaient apparues *successivement* et dans l'*ordre de la classification*. Nous avons également pu voir que chaque groupe apparaissait discrètement puis s'étendait, envahissait divers milieux et finalement s'acheminait vers l'extinction.

Ainsi, au Secondaire, les Reptiles règnent par des formes nombreuses et très diverses, dont certaines gigantesques, aussi bien sur les continents (Diplodocus, Brachiosaures...) que dans les mers (Plésiosaures, Ichthyosaures...) et les airs (Ptérodactyles, Ptéranodons...) alors qu'apparaît timidement un petit peuple de Mammifères et d'Oiseaux à dents. Mais à la fin de cette ère, tous les grands Reptiles cités plus haut se sont éteints. De cet immense groupe qui avait envahi tous les milieux, s'était adapté aux divers régimes, ne subsistent aujourd'hui que de maigres vestiges : quelques genres de lézards, serpents, crocodiles et tortues.

A l'ère tertiaire, Oiseaux et Mammifères, en pleine expansion, avec multiplicité de formes, de tailles et de régimes, prennent le relais. (Rappelons qu'ils ont le privilège d'une température constante.) Les Oiseaux, désormais sans dents, règnent dans les airs, les Mammifères occupent les places laissées vacantes par les grands Reptiles, aussi bien sur les continents (pour la plupart des espèces) que dans les mers (Cétacés, Phoques...).

Ainsi se relaient les groupes. Chacun, commençant par une entrée timide avec un petit nombre de formes archaïques, prend à son heure une grande extension, prédomine par le nombre, la dispersion géographique, la variété et souvent la taille, puis, après une apogée, subit un déclin par extinction d'un plus ou moins grand nombre de types.

En schématisant les époques de leur relative prédominance (voir figure 1 p. 350), on a dit, quant aux Vertébrés, que le Primaire fut l'ère des Poissons cartilagineux et des Batraciens, le Secondaire l'ère des Reptiles, le Tertiaire l'ère des Mammifères (et des Oiseaux), le Quaternaire, l'ère de l'Homme.

Des relais semblables existent chez les Invertébrés et les Végétaux. L'ère primaire voit la domination des Trilobites. L'ère secondaire est l'époque des Céphalopodes : Ammonites et Bélemnites s'éteignent en même temps que les Grands Reptiles. L'ère tertiaire marque l'apogée des Gastropodes et des Lamellibranches. De même les Cryptogames vasculaires et les Ptéridospermées tiennent au Carbonifère la place qui est aujourd'hui celle des Angiospermes.

2 APPARITION DES GROUPES

● Formes intermédiaires

La paléontologie nous révèle souvent, entre des groupes zoologiques ou botaniques aujourd'hui nettement délimités, des formes de transition que nous avons nommées *formes intermédiaires* (= composites = synthétiques).

Rappelez-vous les Ptéridospermées du Carbonifère, « Fougères à graines » réalisant le passage des Cryptogames vasculaires aux Gymnospermes ou *Ichthyostega*, cet amphibien dévonien à caractères de poissons (*ichtys*, *ikhthus* : poisson).

La nature actuelle nous offre rarement parmi ses reliques de tels types synthétiques. C'est le cas, pourtant, des Monotrèmes, représentés par deux genres, heureusement protégés, en Australie : l'Ornithorhynque et l'Échidné. Ce sont des

Mammifères par leurs poils, leurs glandes mammaires, leur température relativement constante, mais avec des caractères reptiliens : ils ont un cloaque, un bec corné, un encéphale sans corps calleux et à tubercules bijumeaux. Leur température est moins élevée (25°) et moins constante que celle des autres Mammifères (variations de l'ordre de 15°).

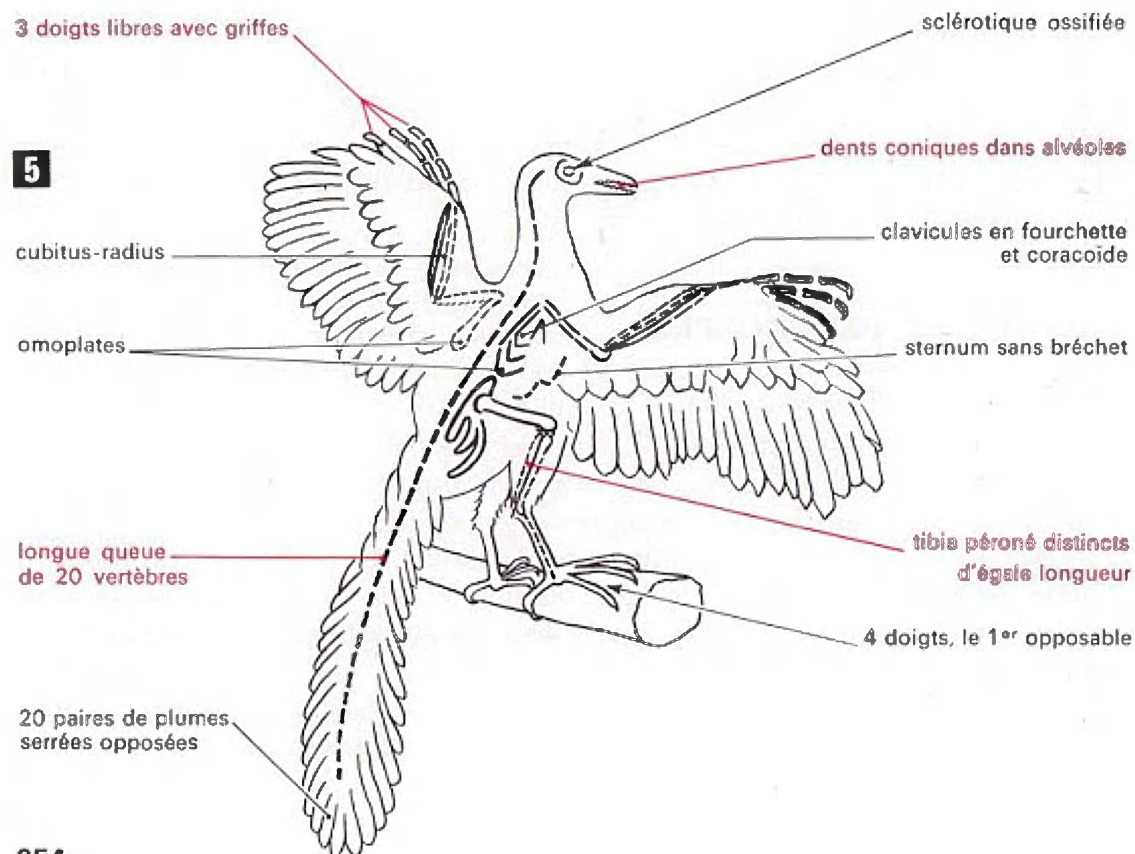
L'un des types intermédiaires les plus célèbres et les plus intéressants en paléontologie est l'*Archéoptéryx*, le premier oiseau connu (du gr. *arkhaios*, ancien, *ptéron*, aile).

La figure 5 montre une silhouette de l'animal. On y indique en rouge ses principaux caractères reptiliens : dents coniques enfoncées dans des alvéoles, vertèbres biconcaves, longue queue de lézard, côtes grêles, métacarpiens et doigts libres avec des griffes.

Les caractères qui font de l'*Archéoptéryx* un oiseau sont : les plumes (que l'on sait liées à l'homéothermie), os pneumatiques, long cou, os du crâne fortement soudés, os frontal très développé, clavicules soudées en fourchette, membres antérieurs transformés en ailes.

Son sternum est dépourvu de bréchet, son bassin rappelle celui des oiseaux coureurs. De la corpulence d'un gros pigeon, il devait être un mauvais voilier et utilisait peut-être ses doigts libres pour s'accrocher. (Un oiseau gallinacé actuel du Brésil, présente à l'extrémité des ailes deux griffes dont s'aident les jeunes pour grimper aux arbres.)

Les formes composites ne sont pas exactement des intermédiaires entre groupes. *Ichthyostega* est déjà un Batracien et *Archéoptéryx* un Oiseau. Mais leur découverte nous montre qu'un groupe nouveau n'acquiert pas d'emblée tous ses caractères. Il possède à sa naissance des traits archaïques qu'il abandonnera progressivement : ainsi les Oiseaux perdent-ils la longue queue et les dents héritées de l'ancêtre reptilien.



3 EXPANSION DES GROUPES

● Spécialisation

Après s'être débarrassé de ces traits ancestraux, le groupe s'épanouit en conquérant de multiples territoires. Généralement, alors, il éclate en formes variées, chacune *adaptée* à un milieu déterminé. L'évolution du groupe se traduit donc par la *spécialisation* de ses diverses lignées. L'étude des « ancêtres » du Cheval nous a offert un bon exemple de spécialisation progressive d'une lignée.

Il faut noter cependant que certaines formes échappent à la spécialisation. C'est le cas, au début de l'ère secondaire, pour les Reptiles mammaliens. Pendant que les grands Reptiles conquièrent terres, mers et airs en se spécialisant, ces animaux « attendent » pour se spécialiser de s'être transformés en Mammifères. Et c'est là une loi qui semble générale : les formes qui « sautent » d'un stade structural à un stade supérieur ne sont pas spécialisées. La spécialisation ne s'affirme qu'après le franchissement du saut évolutif. Naturellement, au nouveau stade, un lot de formes non spécialisées est ménagé « en vue » du franchissement de l'étape suivante.

Remarque : Nous venons d'utiliser dans une même acception les mots « spécialisation » et « adaptation » qui ont cependant des significations différentes. Et cela pour deux raisons.

L'adaptation ne traduit qu'un aspect de la spécialisation. Le travailleur qui se spécialise dans une technique acquiert des habitudes, des routines qui lui facilitent la tâche, mais lui rendent malaisée l'adoption d'une autre pratique. De même une lignée en cours de spécialisation devient plus apte à un certain mode de vie, en même temps qu'inapte aux autres. Et cela d'autant plus qu'elle est plus spécialisée. Quand on parle d'adaptation on n'évoque que le côté positif. Et lorsque la spécialisation est si étroite que l'inaptitude devient prédominante, le mot adaptation est... inadapté. Ainsi le Fourmilier se nourrit-il de fourmis parce qu'il est merveilleusement adapté ou parce que son étrange conformation, qui le rend inapte à tout autre régime, lui a, heureusement, conservé cette possibilité ? *L'adaptation couvre un champ plus vaste que la spécialisation.* L'« invention » de l'amnios ou celle de la graine adaptaient mieux les Vertébrés et les Phanérogames à la vie terrestre. Il y a adaptation par progression et non par spécialisation.

4 ÉVOLUTION ET CLASSIFICATION

Classer des objets, c'est les disposer dans un certain *ordre*. Pour classer les formes vivantes il faut donc admettre ou que l'ordre existe dans la nature (la classification est naturelle) ou que l'Homme a mis arbitrairement de l'ordre là où il n'y avait que le chaos (la classification est artificielle). Aujourd'hui, tout scientifique admet que l'ordre est naturel et qu'il est dû à l'évolution progressive du monde vivant. Les espèces se ressemblent parce qu'elles sont *parentes*. *Classer animaux et végétaux revient donc à déterminer ces parentés.* On doit mettre dans le même genre les « espèces-sœurs », qui ont un proche ancêtre commun, dans une même famille les « espèces cousines », qui ont un ancêtre commun un peu plus éloigné...

Bref, en examinant l'arbre généalogique de deux espèces actuelles, on y trouve un tronc commun puis deux rameaux qui divergent et dont chacun conduit à une des deux formes. Le degré de parenté est naturellement - comme dans les familles humaines - fonction de la longueur des rameaux divergents : plus ils sont courts, plus les espèces sont proches parentes.

Amniotes

Tout ceci est théorique, car la classification reste pratiquement très éloignée de ce « projet ». Nous avons vu, par exemple, qu'Anoures et Urodèles correspondent à deux lignées différentes et que le rameau des Amniotes naît sur la première de ces lignées, c'est-à-dire que le rameau de la Grenouille se sépare *plus tard* du rameau de l'Homme que de celui du Triton, ce qui, traduit en termes de parentés, signifie que la Grenouille est plus proche parente de l'Homme que du Triton. Cette affirmation peut, à juste titre, surprendre - voire indigner - ceux qui remarquent que la Grenouille ressemble infiniment plus au Triton qu'à l'Homme. Mais précisément le problème n'est pas là. Si l'on fonde la classification sur les ressemblances superficielles, on réunit Grenouille et Triton qui ont atteint le même stade structural. Mais si on la construit sur les parentés, on doit séparer ces animaux dont les rameaux ne se raccordent que très loin et rapprocher, au contraire, la Grenouille des Amniotes¹. La raison de cette opposition c'est que stades structuraux et lignées sont deux choses très différentes, et que la classification ne peut traduire les deux à la fois, puisque des lignées qui évoluent parallèlement traversent les mêmes stades structuraux. Classer les êtres vivants selon les stades structuraux, c'est pratiquer des coupes horizontales ; les classer d'après les parentés, c'est retrouver les rameaux verticaux.

1) Les classifications traditionnelles sont fondées sur les stades structuraux : la classe des Batraciens, celle des Reptiles correspondent à de tels stades. Aujourd'hui, on s'efforce de réaliser un compromis entre les deux classements possibles. Ainsi, au lieu de diviser les Amniotes en Reptiles, Oiseaux et Mammifères, on les compartimente en deux lignées :

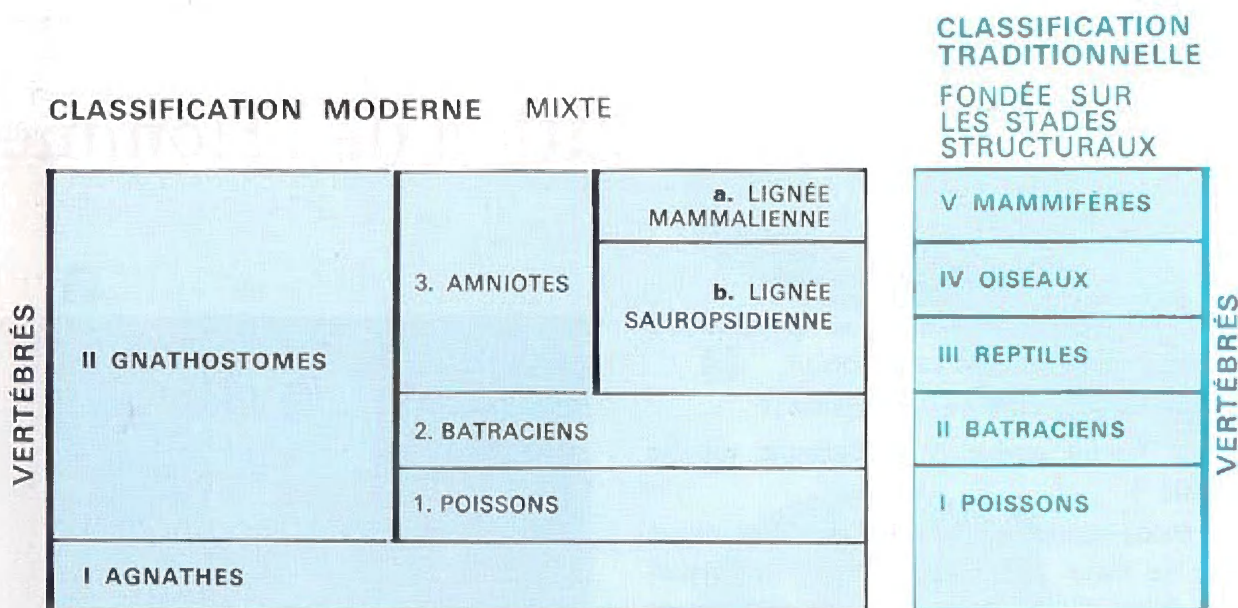
- la lignée sauropsidienne qui inclut Oiseaux, Reptiles actuels et Grands Reptiles secondaires,
- la lignée mammalienne qui groupe Mammifères et Reptiles mammaliens, c'est-à-dire qu'on écartèle l'ancienne classe des Reptiles.

La classe des Poissons mérite plus encore d'éclater, surtout qu'elle ne correspond même pas à un stade structural unique : les Poissons sans mâchoire (Agnathes) sont un stade inférieur de l'évolution des Vertébrés 6.

5 CONCLUSION : ÉVOLUTION BUISSONNANTE

A l'échelle de la succession des groupes, l'évolution est *progressive*, c'est-à-dire qu'un groupe donné ne peut engendrer qu'un groupe *plus perfectionné*. Il est exclu que l'évolution des Mammifères produise de nouveaux Reptiles. A l'échelle de l'évolution d'un groupe, elle est *spécialisatrice* : une lignée spécialisée ne peut que se spécialiser encore plus ou périr. Il est exclu que les chevaux retrouvent les 5 doigts des Mammifères crétacés. Par ailleurs les lignées en voie de perfectionnement ne sont pas spécialisées : la progression précède la spécialisation. Et c'est heureux : le groupe qui vient de passer d'un stade structural à un stade supérieur n'étant pas spécialisé, il sera capable de disperser ses représentants vers tout l'éventail des spécialisations.

1. C'est d'ailleurs aussi pour une ressemblance, celle de la disposition des os du museau, qu'on rapproche Anoures et Amniotes. Tout le problème est de reconnaître celles des ressemblances qui traduisent les parentés.



Deux classifications des Vertébrés (comparez avec la figure 4 p. 352).

6

Au total, l'évolution se développe dans un sens unique : elle est *orientée* (orthogénétique). Cependant il serait faux d'imaginer qu'elle se déroule selon des voies bien droites. Nous avons montré, à propos du Cheval, qu'elle émettait des rameaux latéraux qui donnaient à l'arbre généalogique une allure *buissonnante*. L'évolution n'en est cependant pas moins orientée. Elle l'est plus même, car *chacun* des rameaux se développe dans le sens d'une spécialisation. Mais ce qu'il faut comprendre c'est que, pour un groupe, il n'y a pas *une* spécialisation possible mais un fourmillement de solutions, dont la plupart conformément imparfaitement les individus à leur milieu et qui, pour cela, conduisent à l'extinction plus ou moins rapide de ceux qui ont « choisi » cette voie. Si tous les « essais » de la nature mènent à des échecs, le groupe s'éteint rapidement ; si certains conduisent à des formes « adaptées » l'évolution se poursuit dans cette voie. *Après coup*, et quand l'arbre sera reconstitué, il sera facile de distinguer la « branche directe » (qui s'est développée) des « collatérales » (qui se sont éteintes). Mais naturellement, quand on récolte des fossiles on ignore à quelle branche ils appartiennent. Et les savants du siècle dernier, en découvrant les Équidés européens fossiles, avaient cru pouvoir tracer une lignée Paléothérium - Anchithérium - Hipparion - Equus.

En fait le Paléothérium n'est pas l'ancêtre du Cheval (et sa trompe prouve qu'il amorce une spécialisation qui ne sera pas adoptée par la lignée directe). Et l'on n'est pas sûr que l'Archéoptéryx soit l'ancêtre des Oiseaux actuels. Mais cela n'est pas très important, au moins en première approximation, parce que les « cousins » des collatérales ressemblent assez aux parents de la branche directe pour en donner une *image* approximative.

28. Origine et évolution de l'Homme

Deux questions se posent, se rapportant à l'origine de l'espèce humaine :

- quand celle-ci est-elle apparue ?
- de quelle espèce plus ancienne est-elle issue ?

Vous verrez, en lisant le bref historique de la page 362 (vous pouvez d'ailleurs le faire avant d'aborder la séance de travaux pratiques), que l'Homme a eu pour ancêtres des êtres mal dégagés de l'animalité, c'est-à-dire voisins des singes, et tout particulièrement des grands singes sans queue, ou **Anthropoïdes** (1) (de *anthropos* : homme).

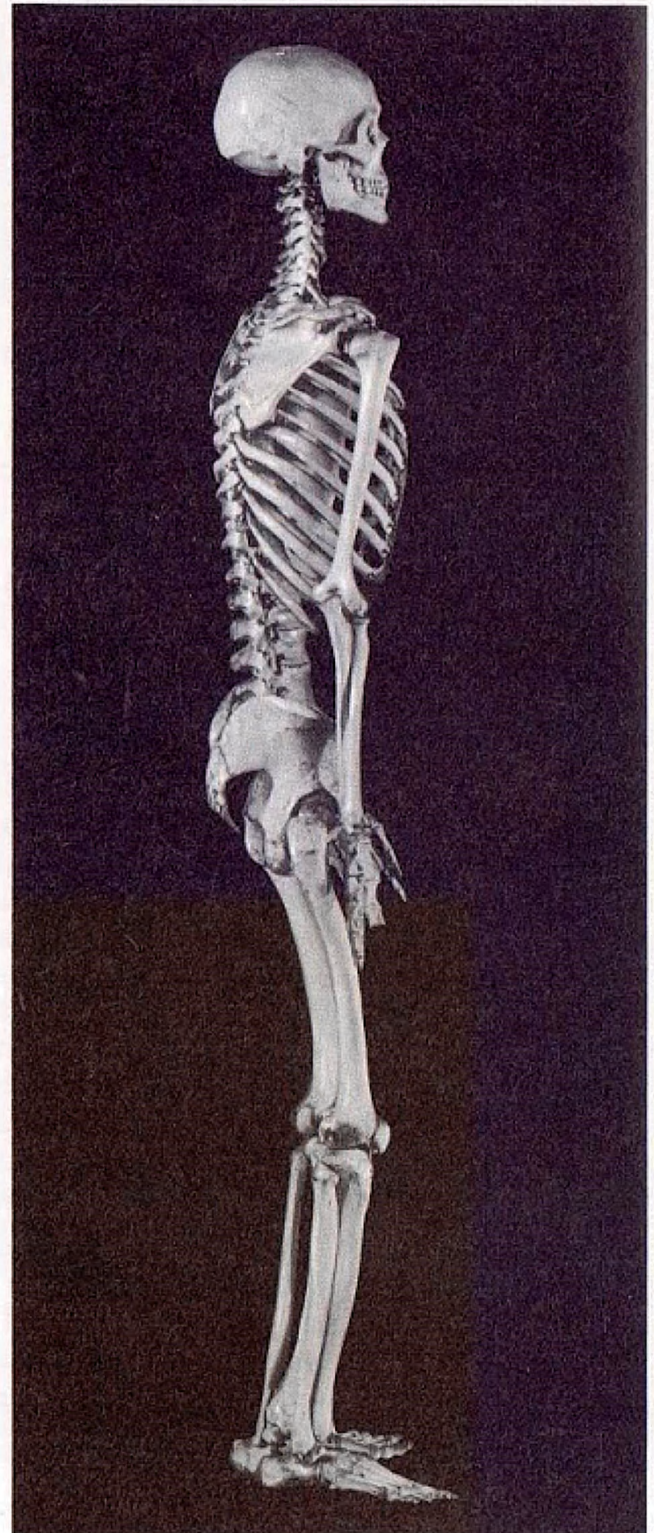
Avant d'étudier ces ancêtres, il est donc nécessaire de comparer l'Homme et les Anthropoïdes actuels, afin de bien distinguer les caractères de l'un et des autres. Cette étude va constituer la première partie de vos Travaux Pratiques.

1 ÉTUDE COMPARÉE DU SQUELETTE DU CHIMPANZÉ ET DE CELUI DE L'HOMME 1 et 2

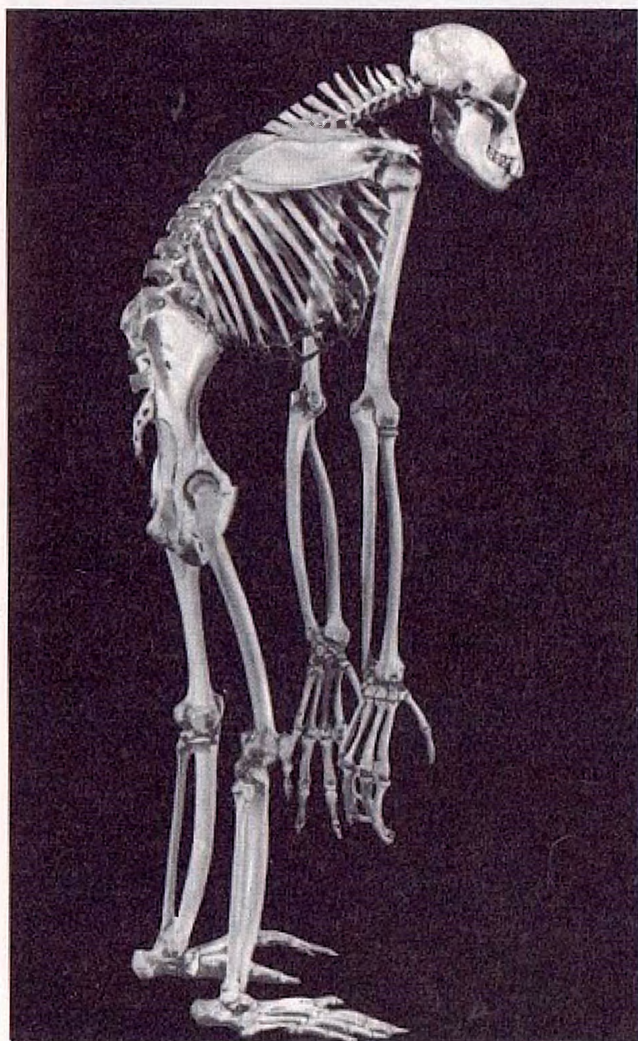
Les restes d'hommes fossiles sont évidemment constitués de pièces osseuses ; c'est donc la comparaison des squelettes qui nous préparera le mieux à l'analyse de documents anciens.

Vous aurez à utiliser un squelette d'Homme et un squelette de **Chimpanzé** ou, à défaut, les quelques photographies ci-jointes.

1. Il existe quatre espèces d'Anthropoïdes (on dit aussi **Anthropomorphes**) : le *Chimpanzé* et le *Gorille*, qui vivent en Afrique, le *Gibbon* et l'*Orang-Outang* d'Asie (Inde, Insulinde).



2



Remarquez, pour chacun des deux squelettes, la forme de la colonne vertébrale (comptez-en les courbures), la longueur du bras, celle de la jambe, la forme du bassin. Comparez vos observations.

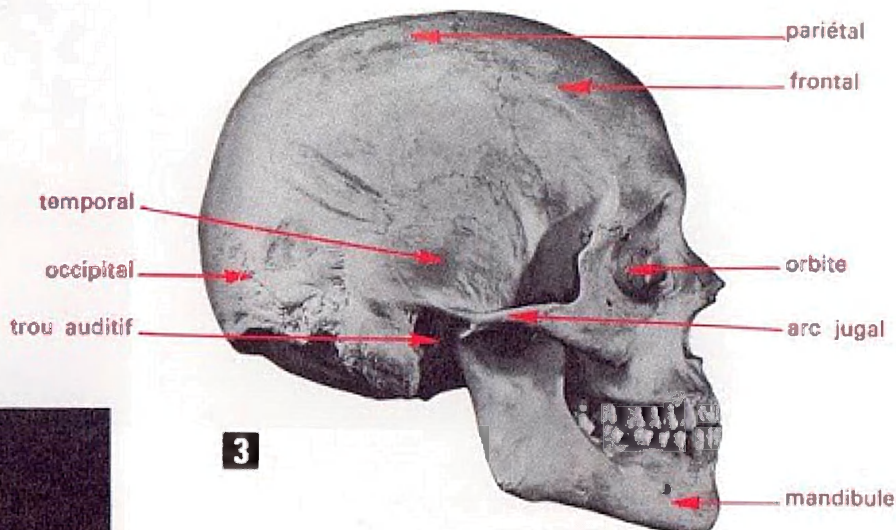
● Tête osseuse 3 et 4

a. Crâne

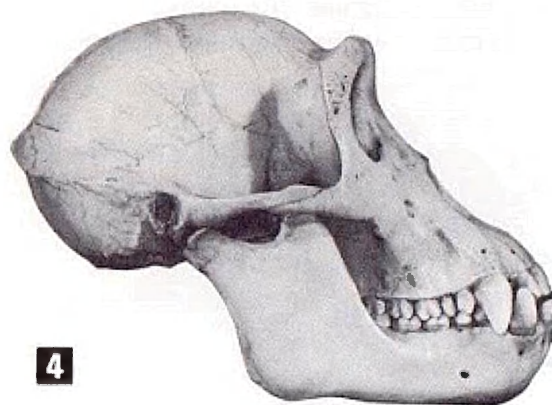
Notez, dans les deux cas, les rapports entre le développement du crâne et celui de la face. Remarquez la forme du crâne. Évaluez le rapport entre la largeur et la longueur du crâne. Ces rapports sont-ils très différents ?

Indice crânien.

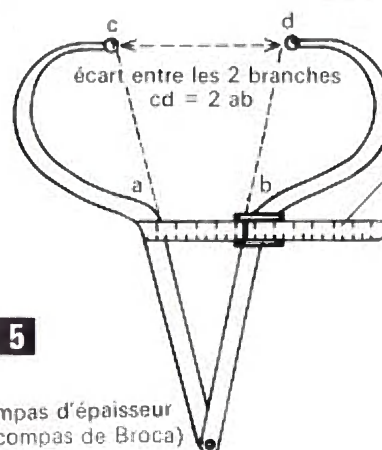
L'évaluation précédente, purement qualitative, peut être précisée par des mesures de la



3



4



compas d'épaisseur
(= compas de Broca)

réglage portant une double graduation et permettant de lire
— la longueur a b
— l'écart c d entre les branches

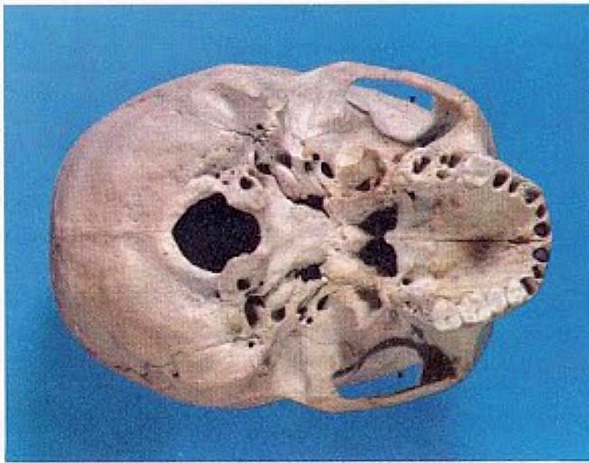
5

longueur maximale (de la base du front à l'occiput) et de la largeur maximale (en général un peu au-dessus des conduits auditifs) de la boîte crânienne. En faisant le rapport $\frac{\text{largeur} \times 100}{\text{longueur}}$ on obtient l'indice crânien.

La mesure se fait à l'aide du compas d'épaisseur 5.

Chez l'Homme, l'indice varie d'un individu à l'autre (n'avez-vous jamais remarqué que

6



certaines personnes avaient le crâne allongé, d'autres le crâne massif ? Regardez également des photographies d'hommes de diverses races et vous verrez de notables variations).

Essayez de réaliser les mesures et déterminez le type du crâne étudié. La mesure peut également se pratiquer sur votre propre tête. Vous mesurez, alors, un *indice céphalique* très voisin de l'indice crânien évalué sur tête osseuse.

D'après cet indice, on classe les hommes en :

dolichocéphales : indice inférieur à 75 ;

mésocéphale : 75-80 ;

brachycéphale : > 80.

Le Chimpanzé est-il dolichocéphale ou brachycéphale ?

Évaluation de la capacité crânienne

Après en avoir obturé les orifices, sauf le trou occipital on emplit le crâne de graines de Lin (ou de Moutarde)¹. Puis on le vide avec précaution dans un récipient gradué en volume. Résultat ?

A titre de référence, disons que, chez les hommes actuels, la capacité crânienne est généralement comprise entre 1300 et 1600 cm³ (celle des Français, le plus souvent, avoisine 1550 cm³). Cependant, on rencontre des valeurs individuelles inférieures à 1300 ou supérieures à 1600, et ces variations ne semblent pas être en relation avec les aptitudes intellectuelles. La capacité crânienne du Gorille ne dépasse pas 620 cm³ et celle du Chimpanzé 450 cm³.

1. Il est nécessaire de toujours utiliser le même matériel pour ces mesures, la pénétration dans les interstices du crâne ne se faisant pas de la même manière pour des grains de forme et de taille différentes. Au début, on employait le plomb de chasse ; mais les graines de lin, plus petites, moulent mieux les détails.

7



Arcade sourcilière

L'arcade est-elle plus marquée chez l'Homme ou chez l'Anthropoïde ? Chez lequel forme-t-elle un bourrelet continu (bourrelet - ou « torus » - circumorbitaire) ?

b. Face

- Faites le dessin du profil de la face des deux crânes dont vous disposez. Puis tracez une ligne correspondant à la verticale menée de l'arcade sourcilière. La face est-elle, chez l'Homme, en avant de cette ligne ou à peu près dans son plan ? Et chez le Chimpanzé ?

On appelle *prognathisme* la projection de la face en avant (lorsqu'il y a seulement projection des mâchoires, on parle de *prognathisme alvéolaire* (figure 16 p. 364).

- Remarquez la forme du menton et notez s'il est fuyant ou saillant.

Mâchoires 6 et 7

- Notez la forme de l'arc dentaire (ligne formée par les dents d'une mâchoire observée en projection horizontale). Dessinez-il une hyperbole, une parabole, la lettre U ... ?

• Squelettes du tronc et des membres

Comparez chez l'Homme et le Chimpanzé la forme de la colonne vertébrale, vue de profil (figures 1 et 2 p. 358), la longueur des membres, la forme de la main et celle du pied.

2 EN CONCLUSION :

ÉTUDE DE L'HOMME FOSSILE

Vous en savez maintenant assez pour passer à l'étude de l'Homme fossile. Une page d'illustrations réunit :

- les têtes osseuses des principaux types connus d'Hommes fossiles,



8



9



10



11

- des exemplaires des principaux instruments utilisés par ces ancêtres. Essayez donc, avant de passer à la leçon, de classer les uns et les autres en reconnaissant, pour chacun, le plus ancien et le plus récent.

Observez d'abord les documents photographiques 8 à 11 ; puis essayez de comparer ces quatre hommes fossiles à l'Homme actuel et au Chimpanzé. Lequel

vous paraît le plus proche de nous ? Lequel est, au contraire, le plus simien ? Essayez de ranger les 4 crânes en une progression allant du plus simien au plus humain.

Regardez maintenant les documents 12 à 15 . Pourriez-vous, pour ces outils, établir aussi une progression, du plus primitif au plus perfectionné ?



12



13



14



15

Les classificateurs ont hésité sur la place à réserver à l'Homme dans leurs systèmes. LINNÉ plaçait le Gibbon et l'Homme dans un même genre¹ : *Homo*. A l'inverse, à la fin du siècle dernier, QUATREFAGES créait, pour l'humanité, un règne² analogue aux règnes végétal et animal.

Tant que l'on n'attribuait aux systèmes que la valeur de classements artificiels, le problème de la place de l'Homme n'avait pas grande signification : les deux solutions opposées étaient également recevables. Aujourd'hui, en fonction de la thèse évolutionniste, il prend tout son sens. Dire que Gibbon et Homme appartiennent au même genre signifie qu'ils ont un proche parent commun : ce sont des « espèces-sœurs ». Affirmer que l'humanité constitue un règne, c'est dire que l'Homme n'a d'ancêtre commun avec aucune espèce animale.

En fait, tout le monde admet, actuellement, que l'Homme et les Singes appartiennent à un même ordre : celui des Primates².

On conçoit qu'une telle notion, bien qu'elle fût logiquement impliquée dans le concept transformiste, ait eu de la peine à s'imposer (elle explique les réticences à l'évolutionnisme). C'est à la ténacité et à la lucidité de quelques esprits indépendants que nous devons les prémices de nos connaissances actuelles. De patientes recherches permirent de montrer, au XIX^e siècle :

- que l'apparition de l'Homme était beaucoup plus ancienne qu'on ne l'imaginait communément, autrement dit qu'il avait existé un « Homme fossile » ;
- que les premiers humains portaient des caractères « simiesques », et qu'il y avait donc des formes de transition entre l'Homme actuel et les grands Singes anthropoïdes (Gibbon, Orang-Outang, Chimpanzé, Gorille).

C'est BOUCHER DE PERTHES (1788-1868), fonctionnaire des Douanes à Abbeville, qui établit l'ancienneté de l'Homme en découvrant dans les vieilles alluvions de la Somme des outils (pierres taillées) d'âge « préhistorique ».

Avant lui, d'autres savants avaient déjà soupçonné cette idée, mais leurs vues, trop révolutionnaires, n'avaient recueilli que le silence de leurs contemporains.

Dans la 2^e moitié du XIX^e siècle, les découvertes se multiplient, s'ordonnent.

Aux industries les plus anciennes (et les plus sommaires) sont associés des hommes encore mal dégagés de l'animalité ; aux industries récentes, plus finement travaillées, correspondent des hommes voisins de l'actuel. Trois types d'Hommes fossiles sont successivement découverts :

1856 : **Homme de Néanderthal**, près de Dusseldorf ;

1868 : **Homme de Cro-Magnon**, près des Eyzies (Dordogne) ;

1891 : **Pithécanthrope**, à Java.

1. On divise le monde vivant en groupes qui sont du plus vaste au plus petit : *règnes* (règne animal et règne végétal), *embranchements* (ex. : Vertébrés), *classes* (ex. : Mammifères), *ordres* (ex. : Carnivores), *familles* (ex. : Félidés), *genres* (ex. : Chat), *espèces* (ex. : Chat domestique).

2. Cela signifie que les premiers Primates sont des ancêtres *communs* à notre espèce et à tous les Singes. Comme ces premiers Primates ont eux-mêmes pour ancêtres des Reptiles de l'ère secondaire et des Poissons de l'ère primaire, l'origine animale de notre espèce devient indiscutable.

Aujourd'hui, le problème n'est plus que de savoir quand, à l'intérieur de l'ordre des Primates, s'est détaché le *rameau* humain.

Le second est le plus humain, le dernier le plus primitif, l'homme de Néanderthal étant de type intermédiaire.

Le ^{xx}e siècle précisera les 3 types déjà connus, et apportera la connaissance d'un 4^e type, plus primitif encore que le Pithécanthrope : l'**Australopithèque** (1924, Afrique australe).

L'HOMME FOSSILE QUATERNAIRE

Nous venons de voir qu'on classait les hommes fossiles en 4 groupes correspondant à 4 types morphologiques, qui sont, du plus simiesque au plus humain :

- l'Australopithèque
- le Pithécanthrope
- l'Homme de Néanderthal
- l'Homme de Cro-Magnon

représentés par les photographies de la p. 361.

11 Tête osseuse d'Australopithèque (Tanganyika-Afrique orientale).

9 Tête osseuse du Sinanthrope (reconstitution d'après les restes trouvés en Chine).

10 Tête osseuse de l'Homme de la Chapelle-aux-Saints (même type que l'Homme de Néanderthal), découverte en 1908 près de la Chapelle-aux-Saints (Corrèze).

8 Tête osseuse de l'Homme de Cro-Magnon. Découverte en 1868, au lieu-dit « Cro-Magnon », commune des Eyzies (Dordogne).

Ces 4 types se sont succédé dans le temps (les Australopithèques étant évidemment les plus anciens), sur une période évaluée à près de 2 millions d'années correspondant à l'ère quaternaire des géologues. (Revoir tableau page 307.)

En dehors de l'apparition de l'Homme, l'ère quaternaire est caractérisée par l'existence d'un intense refroidissement responsable de l'installation d'une calotte glaciaire sur toute l'Europe du Nord. On distingue classiquement 4 avancées glaciaires séparées par des « interglaciaires ».

Pendant les périodes glaciaires, nos ancêtres trouvaient refuge dans les cavernes et abris sous roche dont la Dordogne nous offre de beaux exemples. C'est dans ces refuges qu'on doit rechercher principalement ossements et industries.

1 HOMME DE CRO-MAGNON (*Homo sapiens fossilis*)

En fait, les deux termes ne sont pas exactement synonymes car l'Homme de Cro-Magnon n'est qu'une des races de l'*Homo sapiens fossilis* (figure 8).

Il s'agit d'un homme de grande taille (supérieure à 1,80 m), présentant *un crâne très semblable à celui de l'homme actuel* : front haut, présence de menton, face non projetée en avant. Par ailleurs, il est nettement dolichocéphale. Quelques-uns de ses caractères se trouvent aujourd'hui chez les Hommes de couleur noire : son bras est long par rapport à sa jambe, ses lèvres sont avancées (prognathisme alvéolaire).

L'Homme de Cro-Magnon a été retrouvé en Europe Occidentale et en Afrique du Nord.

16



Tête osseuse de l'Homme de Grimaldi.
Il s'agit d'un crâne d'enfant.
Remarquez le prognathisme alvéolaire (faciès négroïde).

● A côté de l'Homme de Cro-Magnon proprement dit, on range, dans l'*Homo sapiens fossilis*, quelques autres formes que voici :

En Europe

- l'*Homme de Chancelade* (première découverte : Chancelade, près de Périgueux, 1888), de taille beaucoup plus faible (inférieure à 1,55 m), apparenté par certains caractères aux Esquimaux;
- l'*Homme de Grimaldi* (première découverte : Grimaldi, près de Monaco); il mesure 1,60 m environ et présente des caractères négroïdes (proportions des membres, prognathisme alvéolaire) 16 qui sont, cependant, moins prononcés qu'on ne l'a longtemps cru.

En Afrique et en Asie, des squelettes cro-magnoïdes.

● Au total, l'*Homo sapiens fossilis* ne présente avec l'Homme actuel que de faibles différences d'ordre racial. Aussi les range-t-on dans une même espèce : **Homo sapiens**. On peut remarquer, par ailleurs, que les cro-magnoïdes présentent des caractères synthétiques qu'on retrouve aujourd'hui disséminés dans les diverses races. (L'Homme de Cro-Magnon, qui possède de nombreux traits de la race blanche, montre aussi — comme nous l'avons déjà dit — quelques caractères négroïdes.) On peut donc concevoir la diversification des races actuelles comme due à un tri dans un stock originel commun des caractères.

2 HOMME DE NÉANDERTHAL (*Homo neanderthalensis*)

En dehors du premier exemplaire recueilli dans le ravin de Néanderthal (près de Dusseldorf), le squelette le plus célèbre est celui de la Chapelle-aux-Saints (Corrèze) (figure 10, page 361).

Sa taille, faible, oscille autour de 1,55 m. La tête est volumineuse et montre un faible développement du crâne par rapport à la face, qui est proéminente; le front est fuyant et le menton absent; de plus, le bourrelet circumorbitaire est prononcé. Autant de caractères primitifs, qui font de l'Homme de Néanderthal un inférieur de l'*Homo sapiens*.

Pourtant, sa capacité endocrânienne est élevée (1450 cm³ en moyenne; et 1600 pour l'homme de la Chapelle-aux-Saints); ces deux nombres correspondent à la moyenne et au maximum habituel des capacités des hommes actuels. Mais cela tient au volume considérable de la tête. Et malgré son développement, le cerveau est d'un type primitif.

On a longtemps considéré que l'Homme de Néanderthal devait être voûté. On sait aujourd'hui que le squelette de la Chapelle-aux-Saints est celui d'un vieillard et que notre ancêtre présentait une station debout très humaine.

L'homme de Néanderthal a été retrouvé en divers points d'Europe ainsi qu'en Afrique (*Africanthrope*) et en Asie (*hommes de Palestine*). Leur ensemble constitue une espèce (**Homo neanderthalensis**) différente mais assez proche de l'espèce *Homo sapiens* pour être rangée avec elle dans le genre *Homo*.

3 PITHÉCANTHROPES

Le *Pithécanthrope*¹, découvert à Java (Insulinde), présente des caractères nettement plus simiens que l'Homme de Néanderthal : sa capacité crânienne est de 900 cm³ environ, son front est très fuyant, l'arcade sourcilière est saillante, la mâchoire inférieure épaisse et le menton fuyant. On ne sait pas très bien quelle pouvait être la taille du Pithécanthrope car les membres trouvés dans le même gisement — et correspondant à ceux d'un individu de grande taille : 1,70 m ! — pourraient mieux être ceux d'un *Homo sapiens*. On mesure, ici, la difficulté de la détermination lorsque, dans un même gisement, plusieurs niveaux sont mêlés.

Le *Sinanthrope*, exhumé en 1921 d'un gisement situé près de Pékin, présente une grande analogie avec le Pithécanthrope. Sa capacité crânienne, qui oscille autour de 1000 cm³, peut atteindre 1200 cm³ (et fait le passage aux Néanderthaliens les plus primitifs). Son faciès est le même, avec front fuyant et face projetée en avant (*prognathe*) (figure 9, page 361).

Sa taille devait être d'environ 1,50 m.

Très voisins, le *Sinanthrope* et le Pithécanthrope appartiennent, sinon à 2 races d'une même espèce, à tout le moins à deux espèces voisines.

D'autres Pithécanthropiens ont été découverts :

- *Pithécanthropiens géants de Java* qui se distinguent des précédents par une taille plus élevée;
- *Pithécanthropiens d'Afrique*, et notamment l'*Atlanthrope* recueilli en 1954 près de Mascara (Algérie).
- En Europe, la *mâchoire de Mauer* appartient à un Pithécanthropien (Homme de Heidelberg — du nom de la ville voisine de la sablière de Mauer où on l'a trouvé).

L'ensemble constitue un groupe homogène dans lequel, cependant, apparaît une certaine diversité montrant des tendances évolutives dans des sens différents (notamment une tendance au gigantisme).

4 AUSTRALOPITHÈQUES

Depuis 1924 (date de la première découverte) on a récolté en Afrique australe et orientale de nombreux restes d'Australopithèques qui ont permis de montrer la grande variété de ce groupe d'Hominiens primitifs.

Tous, cependant, présentent des caractères communs les rapprochant plus encore des Singes que les Pithécanthropiens : crâne peu volumineux (capacité : 500 à 700 cm³), face fortement proéminente, crâne très surbaissé. Pourtant, à ces traits simiens sont associés des caractères franchement humains : l'individu se tenait debout ; ses canines étaient de petite taille, son arc dentaire était parabolique (chez tous les anthropoïdes, il est en U), etc. (figure 11, page 361).

1. De *Pithecus* : singe, et *Anthropos* : homme ; étymologiquement : Homme-Singe.

Aujourd'hui, on range les squelettes exhumés dans plusieurs genres :

- *Plesianthropus* = *Australopithecus* } Afrique australe
- *Paranthropus*
- *Zinjanthropus* - découvert en 1959 en Afrique orientale.

Depuis 1960, a été trouvé dans le même gisement un squelette qui, bien que très ancien, présentait des caractères très humains ; il fut nommé : *Homo habilis*. S'agit-il d'un Australopithèque ou d'un être plus évolué ? Nous y reviendrons.

Les différences entre la taille des boîtes crâniennes des quatre types structuraux d'Hommes fossiles apparaissent clairement sur le croquis 17 où sont superposés les profils de l'*Homo sapiens*, de l'*Homo Neanderthalensis* et du Pithécantrophe. On a également donné, pour comparaison, le profil du crâne de Chimpanzé.

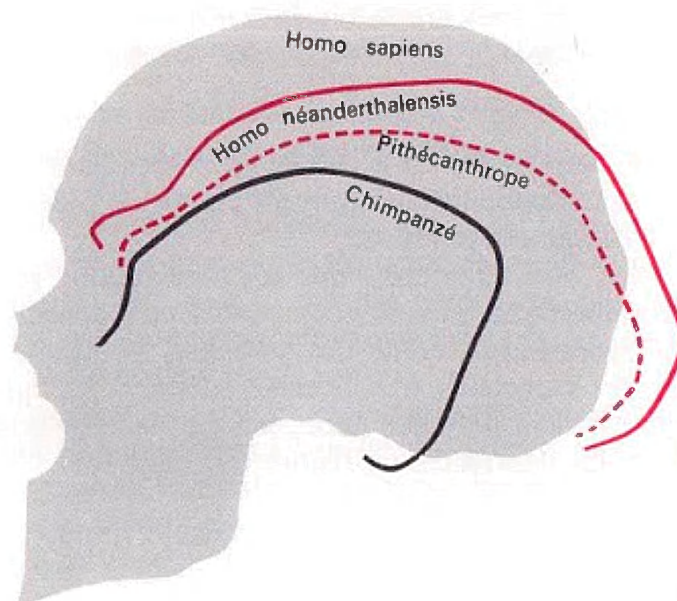
5 INDUSTRIES HUMAINES

Aux 4 types structuraux étudiés, on peut faire correspondre 4 industries, de plus en plus perfectionnées quand on s'approche de l'époque actuelle. L'outillage est principalement constitué de silex taillés, le perfectionnement se traduisant par un affinage de la taille. Dans l'industrie la plus récente, à la *pierre taillée* s'ajoute et se substitue la *pierre polie*. Les préhistoriens ont divisé les temps quaternaires en 2 périodes : le *Paléolithique*, ou âge de la pierre taillée et le *Néolithique*, ou âge de la pierre polie, avec une période intermédiaire, le *Mésolithique*.

Mais le Néolithique ne représente que 2 à 3 millénaires alors que le Paléolithique s'étend sur plus d'un million d'années ; on trouve la même disproportion qu'entre les ères extrêmes.

Au travail de la pierre s'ajoutent d'autres industries : au Paléolithique supérieur, apparaît le *travail de l'os* ; au Néolithique, l'homme fabrique des poteries.

● **Industrie kafuene** (dite aussi de la « **Pebble culture** » suivant une expression anglaise signifiant « galet aménagé »). C'est la plus primitive. Elle est constituée de *galets dont un des bords est grossièrement taillé* (figure 13 , page 361). Prati-



17

L'accroissement du crâne dans la lignée humaine. Profils comparés des crânes de Pithécantrophe, d'*Homo neanderthalensis* et d'*Homo sapiens*. On a également donné pour comparaison le profil du crâne de Chimpanzé.

quement limitée à l'Afrique (Afrique du Nord comprise), cette industrie a été trouvée associée au *Zinjanthrope* (1959), de sorte qu'on peut considérer qu'elle est l'œuvre des *Australopithèques*, ou d'humains contemporains (voir plus loin).

● Paléolithique inférieur d'Europe¹

La « Pebble culture » n'existe pas en Europe, où les outils les plus anciens sont des galets taillés grossièrement sur les 2 faces : *bifaces* ou coups de poing (figure 14 , page 361). Puis la taille s'affine et les bifaces deviennent plus petits. A la fin de la période on commence à remplacer les bifaces par leurs *éclats retouchés*. (Pour tailler les bifaces on doit faire sauter de larges éclats ; ceux-ci, une fois retouchés, constituent des armes plus maniables que les gros bifaces.)

La découverte de l'*Atlanthrope* (1954) au milieu de bifaces a permis d'attribuer aux *Pithécanthropiens* l'industrie paléolithique inférieure.

● Paléolithique moyen

L'industrie de cette époque est essentiellement constituée d'éclats beaucoup plus finement retouchés sur les bords que les précédents (figure 12 , page 361). Quelques bifaces de petite taille persistent néanmoins. L'outillage de cette époque est associé aux squelettes de l'*Homme de Néanderthal*.

● Paléolithique supérieur

Le travail de la pierre se perfectionne et les éclats prennent, le plus souvent, la forme de *lames* pouvant servir de burins, de pointes de flèches, de poignards ou de grattoirs. Mais l'époque est surtout caractérisée par deux événements :

- *la naissance du travail de l'os*. Bien que quelques essais aient été faits avant, ce n'est qu'avec le Paléolithique supérieur qu'on parvient à polir l'os et à en faire des pointes (de flèches ou de sagaies), des aiguilles, des propulseurs (pour lancer les sagaies) 18 et 19 ;
- *l'apparition de l'art*, avec tout d'abord des statuettes puis les célèbres peintures murales qui suscitent notre admiration ; parmi celles-ci, il faut citer celles d'*Altamira* (en Espagne, région de Santander) et de *Lascaux* (commune de Montignac, en Dordogne ; découverte en 1941).

● Mésolithique et Néolithique

Le Néolithique est caractérisé par deux inventions :

- le polissage de la pierre (*âge de la pierre polie*) (figures 15 p. 361 et 20) ;
- la cuisson de la terre et la fabrication de la *céramique*.

En même temps l'Homme commence à pratiquer l'*agriculture* et la **domestication des animaux**, à construire des *villages*. Vers l'an — 4000 apparaît le travail des **métaux** : cuivre, bronze, puis fer (découvert par les Hittites).

La période de transition - Mésolithique - voit les premières tentatives de polissage.

L'art évolue vers des formes « non figuratives ». (On dit, en général, qu'il régresse !)

A partir du Paléolithique supérieur toutes les industries sont l'œuvre de l'*Homo sapiens*.

1. Au temps où l'Europe seule avait livré des outils préhistoriques, on divisait le Paléolithique en trois niveaux (inférieur, moyen et supérieur). La découverte de l'industrie kafuennne obligea les savants à créer une 4^e subdivision.



Harpons en bois de renne.

18



19

Propulseur décoré d'un cheval (Paléolithique supérieur).



Hache néolithique en pierre polie.

20

AGE*	CLIMAT	DIVISIONS	INDUSTRIES ET AUTRES INVENTIONS		TYPES HUMAINS
-2 500	post-glaciaire	Age des métaux	Pierre polie	Fer, bronze	Homo sapiens Races de Races actuelles Chancelade Cro-Magnon Grimaldi
-4 500		Néolithique		Agriculture Élevage, céramique	
-8 000		Mésolithique			
-35 000	4 ^e glaciation	Paléolithique supérieur		Gravures rupestres Travail de l'os	Homme de Néanderthal
-70 000		Paléolithique moyen			
-200 000	interglaciaire	Paléolithique inférieur	Pierre taillée		Homme de Fontéchevade
	3 ^e glaciation				Homme de Swanscombe
	interglaciaire				Pithécanthropiens
	2 ^e glaciation			Découverte du feu (?)	Mâchoire de Mauer
	interglaciaire				
-600 000	1 ^{re} glaciation	Pebble culture			Australopithèques
-2 000 000					

*Ces dates sont approximatives. Les plus récentes, données ici pour la France, varient d'un pays à l'autre. Au Proche-Orient, où la civilisation est la plus précoce, le Néolithique suit le Paléolithique pratiquement sans transition, et l'âge du bronze commence vers — 3000.

Remarques relatives au tableau-résumé

- *L'usage du feu* semble remonter aux Pithécanthropiens : le gisement du Sinanthrope a montré des traces de feu.

Les restes d'animaux, ainsi que ceux des Sinanthropes, sont brisés et montrent que les uns et les autres sont les reliefs du repas de notre ancêtre qui devait, par conséquent, pratiquer le cannibalisme.

- *La naissance de l'agriculture* est contemporaine du dernier retrait glaciaire. L'Homo sapiens, confiné dans les grottes et abris sous roches pendant le Paléolithique supérieur, profite de l'amélioration du climat pour conquérir les plaines et se faire agriculteur.

LE RAMEAU HUMAIN

Le mot « homme » présente une ambiguïté fondamentale, car il peut désigner des ensembles très différents :

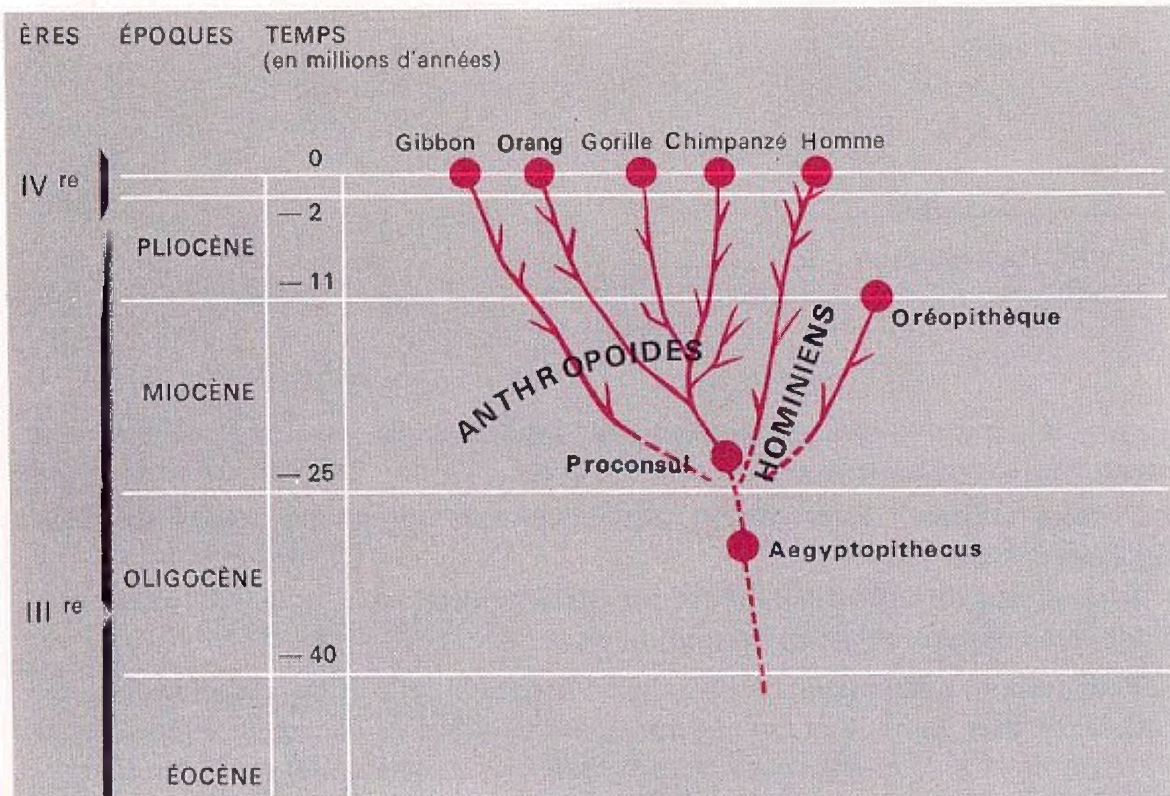
- l'**espèce humaine** (*Homo sapiens*) : on fera alors remonter son origine au début du Paléolithique supérieur ;
- le **genre humain** (genre *Homo*) avec ses deux espèces, *neanderthalensis* et *sapiens* : il est alors apparu au Paléolithique moyen ;
- l'«**Homme**» **quaternaire**, c'est-à-dire l'ensemble des êtres responsables des industries de la pierre. Son existence remonte au début de l'ère quaternaire, quand les Australopithèques façonnent les galets de la « pebble culture ». *Il y a Homme dès qu'il y a outil* : c'est, alors, une définition psychologique (l'Homme opposé à l'animal).

On peut même essayer, pour simplifier, de faire coïncider les deux dernières définitions en dénommant *Homo* tout confectionneur d'outil : d'où le nom d'*Homo habilis* proposé pour désigner l'artisan de la pebble culture. A ce compte, l'Atlanthrope (ainsi que le Pithécanthrope et le Sinanthrope) est aussi un *Homo*. Mais on étend alors l'acception du mot « genre » qui, pour les zoologistes, ne peut englober que des espèces très voisines.

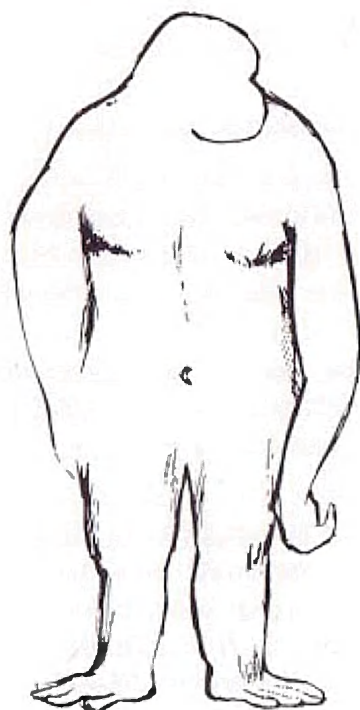
- Mais on peut aussi parler d'un *rameau humain*, individualisé bien avant l'ère quaternaire, au moins dès le milieu du tertiaire.

L'Homme étant proche des Anthropoïdes, on doit, si on dresse leur généalogie, leur trouver un long « tronc commun », la séparation de deux « rameaux » étant tardive. Australopithèques, Pithécanthropes, Hommes de Néanderthal, sont des jalons du rameau humain. Mais sont-ils *tout* le rameau ? Celui-ci se raccorde-t-il au tronc commun au niveau de l'Australopithèque ? Non, car *on sait aujourd'hui que le rameau humain est long et qu'il rejoint le rameau anthropoïde vers le milieu de l'ère tertiaire*, de sorte que les « Hommes » quaternaires ne sont que les derniers maillons d'une longue chaîne.

Par ailleurs, avec ce que vous savez de l'évolution buissonnante, ne vous étonnez pas d'apprendre que, pour simplifier l'exposé, nous avons passé sous silence, parmi les hommes quaternaires, bien des formes qu'on ne sait pas toujours où placer. L'exemple le plus récent de cette énigme est le fameux *Homo habilis*. Cet être ancien (peut-être âgé de près de 2 millions d'années) paraît plus proche, à certains égards, de l'Homme actuel que maints Australopithèques qui lui furent contemporains ou postérieurs. Faut-il conclure que les Australopithèques ne sont qu'un rameau avorté, une branche latérale sans descendance, et que l'*Homo habilis* est le seul véritable ancêtre actuellement connu des Pithécanthropiens ? N'est-ce pas, plutôt, que l'*Homo habilis* représente, à l'intérieur du groupe des Australopithèques, une première tentative vers la forme Pithécanthrope ? On



21



silhouette d'Oréopithèque

22



Squelette d'Oréopithèque (Homme de Grosseto) provenant d'une mine de lignite de la région de Grosseto (Toscane).

pourrait en dire autant pour quelques autres restes également embarrassants¹. Ainsi les crânes de Swanscombe (Sussex) et de Fontéchevade (Charente) posent le même problème. L'homme de Fontéchevade, contemporain de l'homme de Néanderthal, paraît ne pas avoir d'arcade sourcilière marquée comme celui-ci (mais on ne possède qu'une calotte crânienne!).

En ce qui concerne l'« Homme » tertiaire, nos connaissances sont encore bien limitées 21 .

Il semble que la séparation des rameaux humain et anthropoïde se fasse à la fin de l'Oligocène (voici plus de 30 millions d'années). En effet, dans les couches du Fayoum (gisement riche en fossiles de Mammifères, en Égypte), on a récolté en 1966 un fossile - *Agyptopithecus* - dont on tend à faire le dernier maillon du tronc commun.

Au Miocène, les divergences entre les rameaux apparaissent. *Proconsul* serait un anthropoïde, alors qu'*Oreopithecus* découvert à Grosseto (Toscane), l'« Homme de Grosseto » 22 , est humain, notamment par sa station bipède franche et son crâne relativement développé; mais la longueur des bras témoigne d'une « adaptation » à la vie arboricole qui place l'Oréopithèque sur une branche collatérale 21 .

L'AVENIR DE L'HOMME

On ne peut conclure cette leçon sans évoquer l'avenir de l'humanité. Après avoir appris que l'Homme est, actuellement, le dernier représentant d'une longue lignée, vous devez vous demander : cette évolution est-elle achevée ? L'Homme ne devrait-il pas céder la place à un « surhomme » plus perfectionné ?

La question est mal posée. Revoyez le tableau-résumé de la page 368. Depuis 35000 ans le même *Homo sapiens* peuple la Terre. Or, notre aïeul du Paléolithique supérieur taillait la pierre alors que nous nous apprêtons à conquérir la lune. Donc, depuis le Paléolithique supérieur, une évolution sociale s'est substituée à l'évolution anatomique. Par le langage, et l'éducation qu'il permet, le jeune enfant d'aujourd'hui hérite d'une partie notable de ce que 1000 générations ont laborieusement acquis par la pratique. Le civilisé ne diffère guère du primitif que par l'éducation qu'il reçoit.

« Pour un individu humain, ce n'est pas sa constitution à la naissance qui peut suffire à le faire homme ; le milieu où il sera élevé en fera aussi bien un primitif qu'un civilisé du xx^e siècle ».

L'humanité progresse depuis 35000 ans et elle est assurée de progresser encore en dehors de toute modification anatomique appréciable. Quel besoin aurait-on de tenter de fabriquer un surhomme ? Nos connaissances sur l'hérédité sont encore bien trop insuffisantes pour que nous envisagions de provoquer une telle mutation progressive. L'humanité a bouleversé le visage de la Terre : par ses travaux divers elle en a modifié la topographie, par l'élevage et la culture elle a changé les équilibres biologiques naturels. L'évolution du monde vivant, et même celle du monde minéral, sont infléchies par l'Homme à son profit. Il faut espérer que nous aurons la sagesse de poursuivre cette œuvre civilisatrice.

1. Notez bien qu'il s'agit d'exemplaires uniques, alors que les 4 types structuraux décrits précédemment sont représentés par des pièces nombreuses.

29. Les théories de l'évolution

Les leçons précédentes vous ont montré que de nombreux faits d'anatomie comparée et de paléontologie ne trouvaient *d'explication cohérente* que dans l'idée d'évolution. Sinon, comment justifier l'unité du plan d'organisation des Vertébrés ; comment expliquer que des ébauches de fentes branchiales apparaissent chez l'embryon humain ; comment rendre compte de l'ordre d'apparition des groupes au cours des temps géologiques ; comment comprendre les formes intermédiaires... ? *C'est la remarquable convergence de faits fournis par les diverses sciences de la nature qui permet de conclure à la réalité du transformisme.* L'évolution apparaît comme la seule explication rationnelle de la nature organique, la seule façon de se la représenter telle que nous la voyons, dans le passé et dans le présent, comme le résultat du jeu des lois naturelles.

Cependant, si l'évolutionnisme est, aujourd'hui, un acquis de la science, on sait mal encore par quel *mécanisme* se fait cette transformation des espèces : en ce domaine on en est encore aux « théories », c'est-à-dire, en réalité, aux hypothèses. C'est cette partie de l'édifice transformiste qui reste fragile. De sorte qu'on doit, à la fois :

- tenir pour démontrée par une foule de faits l'idée évolutionniste,
- accueillir avec esprit critique chacune des théories proposées pour expliquer le mécanisme de cette évolution.

ANALYSE DE TEXTES DE LAMARCK

En utilisant l'Introduction historique (p. 297) et un dictionnaire, dites qui était Lamarck, à quelle époque il a vécu, et quelles furent ses œuvres maîtresses. Puis lisez le texte qui suit.

Texte 1

« En considérant l'échelle animale dans un sens inverse de celui de la nature, on trouve qu'il existe dans les masses qui composent cette échelle une *dégradation* soutenue, mais irrégulière dans l'organisation des animaux qu'elles comprennent, une simplification croissante dans l'organisation de ces corps vivants, enfin, une diminution proportionnée dans le nombre des facultés de ces êtres.

« Ce fait bien reconnu peut nous fournir les plus grandes lumières sur l'ordre même qu'a suivi la nature dans la production de

tous les animaux qu'elle a fait exister, mais il ne nous montre pas pourquoi l'organisation des animaux, dans sa composition croissante, depuis les plus imparfaits jusqu'aux plus parfaits, n'offre qu'une *gradation irrégulière* dont l'étendue présente quantité d'anomalies ou d'écarts qui n'ont aucune apparence d'ordre dans la diversité.

« Or en cherchant la raison de cette irrégularité singulière dans la composition croissante de l'organisation des animaux, si l'on considère le produit des influences que des circonstances infiniment diversifiées dans toutes les parties du globe exercent sur la forme générale, les parties et l'organisation même de ces animaux, tout alors sera clairement expliqué.

« Il sera, en effet, évident que l'état où nous voyons tous les animaux est, d'une part, le produit de la *composition* croissante de l'or-

ganisation qui tend à former une *gradation régulière*, et de l'autre part, qu'il est celui des influences d'une multitude de circonstances très différentes qui tendent continuellement à détruire la régularité dans la gradation de la composition croissante de l'organisation. » (*Philosophie zoologique*).

Relisez attentivement le premier alinéa. Montrez que les masses de l'échelle animale forment bien une « dégradation ». Pourriez-vous établir une même « dégradation » pour le règne végétal ?

Dans le 2^e alinéa, que faut-il entendre par « gradation irrégulière » ? Dans les alinéas suivants, comment Lamarck explique-t-il l'irrégularité constatée ?

Lorsqu'on dit que Lamarck explique l'évolution par l'action des circonstances, traduit-on toute sa pensée ? Après avoir lu la page 375, dites comment il rend compte de la gradation du monde animal.

Texte 2

« De grands changements dans les circonstances amènent pour les animaux de grands changements dans les besoins et de pareils changements dans les besoins en amènent nécessairement dans les actions. Or si les nouveaux besoins deviennent constants ou très durables, les animaux prennent alors de nouvelles *habitudes*, qui sont aussi durables que les besoins qui les ont fait naître. » (*Philosophie zoologique*).

Dites comment, chez les animaux, se forment de nouvelles habitudes ? Qu'entend Lamarck par « circonstances » ? Montrez comment les circonstances peuvent modifier les dispositions anatomiques des animaux. Ce mécanisme ne peut s'appliquer aux végétaux. Pourquoi ?

Texte 3

« L'oiseau, que le besoin attire sur l'eau pour y trouver la proie qui le fait vivre, écarte les

doigts de ses pieds lorsqu'il veut frapper l'eau et se mouvoir à sa surface. La peau qui unit ces doigts à leur base contracte, par ces écartements des doigts sans cesse répétés, l'habitude de s'étendre ; ainsi avec le temps, les larges membranes qui unissent les doigts des canards, des oies, etc., se sont formées telles que nous les voyons... Qu'un animal, pour satisfaire à ses besoins, fasse des efforts répétés pour allonger sa langue, elle acquerra une longueur considérable (le fourmilier, le piver) : qu'il ait besoin de saisir quelque chose avec ce même organe, alors sa langue se divisera et deviendra fourchue. » (*Système des animaux sans vertèbres*).

Relevez, dans ce texte, les mots et expressions : besoins, habitudes, efforts répétés, avec le temps... et montrez en quoi ils sont essentiels dans la pensée de Lamarck. Essayez d'expliquer par la théorie lamarckienne d'autres dispositions anatomiques : le cou de la girafe, la trompe de l'éléphant... Après avoir lu la leçon, expliquez les mêmes dispositions à la façon de Darwin, puis d'un néo-darwinien.

ANALYSE DE TEXTES DE DARWIN

Dites d'abord qui était Charles Darwin et à quelle époque il a vécu.

Texte 1

« Lorsque je visitai l'archipel des Galapagos situé dans l'Océan Pacifique, à environ 500 milles des côtes de l'Amérique du Sud, je me vis entouré d'espèces particulières d'oiseaux, de reptiles et de plantes n'existant nulle part ailleurs dans le monde... Un fait plus surprenant encore était la différence spécifique de la plupart des habitants de chacune des îles séparées de ce petit archipel, quoique voisins les uns des autres. Cet archipel, avec ses innombrables cratères et ses ruisseaux de lave dénudée, paraît être d'origine récente ; et je me figurai presque assister à l'acte même

de la création. Je me suis souvent demandé comment ont été produits ces animaux et ces plantes si particuliers ; la réponse la plus simple me paraissait être que les habitants des diverses îles étaient provenus les uns des autres, en subissant dans le cours de leur descendance quelques modifications, et que tous les habitants de l'archipel devaient provenir naturellement de la terre la plus voisine, de colons fournis par l'Amérique. » (*De la variation des animaux et des plantes sous l'action de la domestication*).

C'est au cours d'un voyage autour du monde (page 376) que Darwin visita les îles Galapagos. Repérez l'archipel sur un atlas. A quelle distance de l'Amérique, en kilomètres, est-il situé ? Comment Darwin adhère-t-il à l'idée transformiste ? Remarquez que le transformisme lui paraît l'explication « la plus simple » de ce qu'il avait vu. Quelles autres explications aurait-on pu fournir ?

Par quels arguments Lamarck justifiait-il l'évolutionnisme ? L'argument de Darwin est celui d'un naturaliste de terrain et non d'un classificateur. Montrez, après les avoir lues (pages 375 et 376), que, dans leurs théories, les deux savants traduisent ainsi leur différence de préoccupations.

Texte 2

« Comme il naît beaucoup plus d'individus de chaque espèce qu'il n'en peut survivre ; comme, en conséquence, la lutte pour l'existence se renouvelle à chaque instant, il s'ensuit que tout être, qui varie quelque peu que ce soit de façon qui lui est profitable, a une plus grande chance de survivre ; cet être est ainsi l'objet d'une *sélection naturelle*. » (*Origine des espèces*).

Définissez le mot « sélection », et donnez des exemples d'une sélection effectuée par l'Homme (sélection artificielle). Quelle est la cause de la sélection naturelle ? Supposez que le nombre des individus d'une espèce reste constant d'une génération à l'autre. Des jeunes engendrés par un couple, combien, en moyenne, devront à leur tour donner une descendance ? En quoi cela vous explique-t-il la « lutte pour l'existence » et la « sélection naturelle » ?

Texte 3

« Le développement de la draine (Grive de grande taille) a amené, dans certaines parties de l'Écosse, la rareté croissante de la grive commune. Combien de fois n'avons-nous pas entendu dire qu'une espèce de rats a chassé une autre espèce devant elle, sous les climats les plus divers ! En Russie, la petite blatte d'Asie a chassé sa grande congénère. En Australie, l'abeille que nous avons importée extermine rapidement la petite abeille indigène, dépourvue d'aiguillon. Une espèce de moutarde en supprime une autre et ainsi de suite. » (*Origine des espèces*).

Darwin donne des exemples d'élimination d'une espèce par une autre, voisine. Pourquoi des espèces voisines entrent-elles plus aisément en concurrence que des espèces éloignées dans la classification ? Pourriez-vous trouver d'autres exemples ?

Remarquez le rôle de l'Homme dans l'introduction d'espèces nouvelles (abeille en Australie). Citez d'autres cas d'intervention de l'Homme dans le bouleversement d'un équilibre de faune ou de flore. Remarquez aussi que tantôt c'est l'espèce de grande taille qui en supprime une petite (grive), tantôt c'est l'inverse (blatte). Cherchez pourquoi la grande taille peut être ici avantageuse et là nuisible.

On a vu (chapitre 27) que les deux caractères majeurs de l'évolution étaient la *progression* (à l'échelle de la succession des groupes) et la *spécialisation* (à celle de l'évolution de chaque groupe) grâce auxquelles les formes vivantes sont *adaptées* à leur milieu.

Ce sont ces deux caractères que les théories tentent d'expliquer.

1 XIX^e SIÈCLE ET THÉORIES ANCIENNES

● Lamarck et lamarckisme

Jean-Baptiste de Monet, chevalier de Lamarck (1744-1829), avait été militaire, puis botaniste lorsque la Convention (1793), transformant le Jardin du Roy en Muséum national d'Histoire Naturelle, lui confia la chaire de zoologie des « Animaux sans vertèbres ». A 50 ans, Lamarck commence une carrière de zoologiste. Mais ce qu'on retient aujourd'hui de son œuvre, c'est l'énoncé de la première théorie évolutionniste. Les philosophes (page 297) et les savants qui avaient, avant lui, soutenu l'idée transformiste, avaient bien suggéré des explications pour en rendre compte ; mais Lamarck construit le premier système cohérent.

La théorie lamarckienne fut exposée, principalement, dans la *Philosophie zoologique* (1809) et dans l'*Histoire naturelle des animaux sans vertèbres* (1815). En voici un bref résumé.

L'apparition de formes vivantes de plus en plus complexes est due au « pouvoir de la vie », propriété inhérente à la matière vivante sur laquelle Lamarck ne s'explique pas plus. C'est par ce pouvoir que s'est établie la progression qui va des micro-organismes (apparus par génération spontanée) à l'homme.

Si le pouvoir de la vie était seul à agir, l'ensemble des êtres vivants dessinerait une série linéaire continue. C'est l'influence du milieu extérieur (que Lamarck appelle : les circonstances) qui fait que cette lignée se ramifie. Lamarck l'exprime par deux lois.

« **Première loi.** Dans tout animal qui n'a point dépassé le terme de ses développements, l'emploi plus fréquent et soutenu d'un organe quelconque fortifie peu à peu cet organe, le développe, l'agrandit, et lui donne une puissance proportionnée à la durée de cet emploi ; tandis que le défaut constant d'usage de tel organe l'affaiblit insensiblement, le détériore, diminue progressivement ses facultés, et finit par le faire disparaître.

Seconde loi. Tout ce que la nature a fait acquérir ou perdre aux individus par l'influence des circonstances où leur race se trouve depuis longtemps exposée, et par conséquent, par l'influence de l'emploi prédominant de tel organe, ou par celle d'un défaut constant de telle partie, elle le conserve par la génération aux nouveaux individus qui en proviennent, pourvu que les changements acquis soient communs aux deux sexes, ou à ceux qui ont produit ces nouveaux individus.

Commentons ces lois. Chaque être a des *besoins*, des tendances qu'il cherche à satisfaire. Pour cela, il est amené à prendre certaines attitudes, à effectuer certains gestes pour lesquels tel organe travaillera plus que tel autre. Or l'organe qui fonctionne se développe, alors que celui qui est mis au repos s'atrophie. C'est grâce à leur utilisation que les organes se développent et à leur non-usage qu'ils régressent :

Mais, à l'échelle de l'individu, ces modifications restent faibles, voire imperceptibles. Pour être notables, elles doivent se *transmettre aux descendants*. Chaque individu *hérite des caractères acquis* par ses parents. Et, par conséquent, les transformations organiques sont le résultat des *efforts* continus de multiples générations. Un aphorisme, devenu célèbre, résume la conception lamarckienne : **la fonction crée l'organe**.

● Darwin et darwinisme

L'année même - 1809 - où Lamarck publie la *Philosophie zoologique*, naît en Angleterre Charles Darwin (1809-1882), qui cinquante ans plus tard, en 1859, écrira *l'Origine des espèces* et ranimera les idées transformistes que la farouche opposition de l'illustre Cuvier avait mises en sommeil. En 1836, au retour d'un voyage de cinq ans autour du monde, Darwin, par ses observations de faunes et de flores, est acquis au Transformisme. Mais la conception lamarckienne ne le satisfait pas et, pour découvrir le mécanisme de l'évolution, il consulte les éleveurs qui pratiquent la *sélection animale*. Il comprend que là est la solution, mais homme scrupuleux, il travaille vingt années à vérifier sa conception avant de la livrer.

L'idée maîtresse de Darwin, c'est la *sélection naturelle* par la *lutte pour la vie* (struggle for life). Pour une espèce en équilibre, chaque couple doit produire, en moyenne, deux individus. Or, le plus souvent, un couple engendre beaucoup plus, mais la plupart des jeunes meurent en bas âge, victimes de maladies, de prédateurs... La mort frappe plutôt les faibles, les moins aptes ; elle épargne ceux qui ont les plus grandes aptitudes.

En bref, la concurrence élimine les moins aptes, donc opère une sélection, un tri. Mais un tri suppose des différences individuelles. Darwin ne s'y arrête guère : comme tout le monde, il sait que, dans une population, il existe une certaine *variation*. C'est sur elle que porte la sélection.

Comparons les deux théories.

Que ce soit par le pouvoir de la vie (Lamarck) ou par les variations individuelles (Darwin), les organismes possèdent la propriété de se *transformer spontanément*. Sur ce point les auteurs sont d'accord. Où ils divergent, c'est sur le rôle du *milieu*.

Pour le Français, la variation spontanée explique à elle seule l'évolution progressive. Le milieu n'intervient que pour l'acquisition des adaptations, réalisées par l'intermédiaire des besoins. Ainsi les efforts personnels de l'être pour satisfaire ses besoins suffisent à l'adapter. L'organisme est seul face au milieu. Son adaptation ne dépend que de sa plasticité. L'évolution est une question individuelle, ou plutôt, puisqu'elle met en cause des générations successives, une affaire de famille (!).

Pour l'Anglais, adaptation et progression mettent en jeu le même mécanisme : toutes deux dépendent du milieu, la variation spontanée, en effet, est quelconque, et ne devient progressive ou adaptative que par le contrôle du milieu qui ne conserve que le plus apte. Or il est certain qu'un perfectionnement (l'acquisition de la température constante - homéothermie - par les Mammifères et les Oiseaux) confère à son possesseur un avantage appréciable, tout comme une adaptation. On voit qu'ici l'évolution ne concerne plus les individus isolés mais les populations. Le décor a changé : Darwin est un naturaliste « de terrain », habitué à travailler sur des peuplements et non sur des échantillons de collection.

● Mutations et néo-darwinisme

Pour qu'il y ait évolution il ne suffit pas qu'un individu soit différent de ses ancêtres, mais aussi qu'il transmette sa modification à sa progéniture. Et c'est là qu'achoppent lamarckisme et darwinisme sous leur forme initiale.

En effet, vous savez (page 241) que les variations somatiques ne sont pas héréditaires. Or les modifications nées de l'usage et du non-usage sont des somations : nous pouvons développer notre musculature par l'éducation physique, mais nos enfants devront refaire le même effort ! Le lamarckisme paraît donc condamné aussi longtemps qu'il n'aura pas été démontré que les caractères « acquis » se transmettent.

Quant à la sélection darwinienne, elle est efficace sur une population. Mais quand elle aboutit à une lignée pure, elle devient inopérante. Revoyez l'expérience de Johannsen (page 249). Il subsiste bien, entre les haricots d'une même race pure, des différences de poids, mais celles-ci sont aussi d'origine somatique. Or ce sont ces petites variations individuelles que Darwin avait remarquées. Et, comme il les croyait héréditaires, c'est sur elles qu'il faisait jouer la sélection.

Pourtant il suffisait de remplacer ces petites variations individuelles par ces variations héréditaires que sont les mutations (page 241) pour régénérer la théorie : c'est celle-ci qu'on nomme *néo-darwinisme*. D'ailleurs, on comprend mieux la sélection jouant sur ces variations importantes et héréditaires que sont les mutations que sur de petites variations.

2 GÉNÉTIQUE ET ÉTAT ACTUEL DU PROBLÈME

● Données de la génétique

La conception attribuant l'évolution au couple mutation-sélection est en accord avec les développements de la génétique, de sorte que ses partisans la nomment *théorie synthétique* parce qu'ils estiment qu'elle fait la synthèse des acquisitions de la génétique et de la paléontologie. Ses adversaires, eux, la disent « ultradarwiniste » pour rappeler qu'elle a conduit à partir des années 1890 à nier rigoureusement l'hérédité des caractères acquis, dépassant ainsi la conception de Darwin.

La génétique s'est développée dans deux voies : *génétique physiologique* (biologie moléculaire) et *génétique des populations*. La première a déjà été vue (chapitre 22). La seconde étudie comment une mutation peut s'implanter dans une « *population* », laquelle est définie comme un « ensemble d'organismes de même espèce coexistant dans une même aire de répartition géographique, de telle sorte que leur reproduction ne comporte que des croisements à l'intérieur du groupe ». Comme cette population est soumise à la sélection naturelle, on pourrait croire qu'à la longue ses génotypes tendent à s'uniformiser, tous les individus acquérant le mieux adapté au milieu - supposé invariant. Il n'en est pas ainsi à cause des mutations. Un gène défavorable¹ est en effet rapidement

1. Un gène n'est pas automatiquement favorable ou défavorable en soi. L'influence de la sélection sur un allèle peut varier avec le génotype qui le reçoit. Supposons que, dans une population, la taille moyenne soit la mieux adaptée et qu'un gène à effet quantitatif tende à augmenter cette taille. Suivant que le reste du patrimoine héréditaire produira des petits ou des grands, le gène sera avantageux ou non.

éliminé, mais s'il est périodiquement produit par mutation, on conçoit qu'il s'établisse un équilibre entre apparition et disparition, de telle sorte que l'allèle désavantageux persiste, dans une proportion constante, aux côtés de l'allèle avantageux. La sélection qui maintient cet équilibre est dite *conservatrice*.

Ceci se produit pour de nombreux gènes. Aussi distinguera-t-on, dans le patrimoine héréditaire de la population, deux sortes de gènes :

- ceux qui sont représentés par un seul allèle et qui forment la *fraction fixe*,
- ceux qui sont représentés par plusieurs allèles (un allèle favorable et un ou plusieurs allèles défavorables, constamment renouvelés par la mutation) et qui constituent la *fraction fluctuante*. Cette fraction introduit une variabilité de la population à laquelle on donne le nom de *fluctuation génétique*. Que le milieu change (par variation climatique, intrusion d'une espèce nouvelle concurrente, disparition d'une espèce prédatrice ou pour toute autre raison) et l'équilibre est rompu. Un gène, jusqu'alors défavorable, peut devenir favorable ; la fraction fluctuante évolue et avec elle toute la population, sous la pression de la sélection qualifiée alors de *novatrice*. L'évolution de la population ne se fait que grâce à la « réserve » de variabilité que constitue sa fluctuation génétique.

Nous venons d'envisager le cas d'un milieu se modifiant dans son ensemble. Mais pratiquement, le changement se produit souvent d'une autre manière. En effet, les conditions du milieu ne sont uniformes que si celui-ci est assez restreint ; sur un vaste territoire, le milieu n'est pas homogène. Aussi, une population en expansion, qui s'étend dans l'espace, est-elle soumise à des conditions qui varient d'un point à l'autre de son aire de répartition. D'après ce qui précède, la fraction fluctuante n'est pas exactement la même en tous les points du territoire. Tant que les croisements parviennent à « brasser » les gènes, le patrimoine reste statistiquement uniforme. Mais quand l'aire est assez vaste, le brassage est malaisé et des ségrégations s'introduisent. Et cela d'autant plus vite que le territoire est plus accidenté. Quand une barrière coupe la population en deux, celle-ci se divise en deux *races géographiques*.

On peut aller plus loin. Les différences entre les races tendent à s'accroître : en effet le brassage des gènes, déjà difficile par suite des distances et barrières topographiques, le devient davantage encore si des différences anatomiques ou psychiques séparent les individus. Quand la reproduction entre deux groupes est devenue impossible, ceux-ci constituent deux *espèces* différentes. Les néodarwiniens admettent que ce mécanisme de différenciation rend également compte de la formation des genres et des divisions d'ordre supérieur, embranchements compris.

● L'irritante question de l'hérédité de l'acquis

Jusqu'à la fin du XIX^e siècle, la transmission de l'acquis fut admise sans discussion : comme l'idée de génération spontanée, elle appartient au fonds des croyances populaires. C'est le biologiste allemand August Weismann (1834-1914) qui montra que l'acquis ne modifie que notre corps (notre *soma*) sans toucher à notre patrimoine héréditaire (notre *germen*). Et la génétique moléculaire n'a fait que

confirmer cette distinction. Les lamarckiens objectent que maintes mutations semblent reproduire des somations, comme si une somation, à force de se produire, passait dans le patrimoine génétique. Le Phacochère est l'illustration la plus classique de cette remarque. Le Phacochère, sanglier africain, déterre les racines avec son museau et ses canines. Il se tient « agenouillé » sur ses pattes de devant et se pousse avec les pattes postérieures. Même en captivité et sans avoir besoin de fouiller le sol, il s'agenouille pour manger. Les pattes présentent de fortes callosités aux points de contact avec la terre. Des callosités semblables peuvent naître chez d'autres animaux, par frottement des pattes sur le sol, donc par influence de facteurs externes : ce sont des somations. Mais chez le Phacochère, elles existent chez l'embryon avant tout frottement **1**.

La conception commune « préscientifique » de l'hérédité de l'acquis est définitivement balayée, mais une version « épurée » ne peut-elle apparaître sur le terrain de la biologie moléculaire ?

EN GUISE DE CONCLUSION

Le néodarwinisme fournit aujourd'hui une explication cohérente du mécanisme de l'évolution s'appuyant largement sur les connaissances les plus modernes de la biochimie. Il réunit une large adhésion dans le milieu scientifique. Il serait pourtant malhonnête de négliger les questions qui restent pendantes. Les mutations semblent se faire au hasard. Mais les mutations provoquées, obtenues par des moyens d'exception, ne produisent-elles pas une « altération » du patrimoine héréditaire plutôt qu'une création de gène, seule susceptible de conduire à une transformation évolutive ?

En fait, l'étude de la paléontologie nous ramène à une idée de Lamarck : la distinction entre progression et adaptation, qui garde tout son sens si on veut bien remplacer *adaptation* par *spécialisation*.

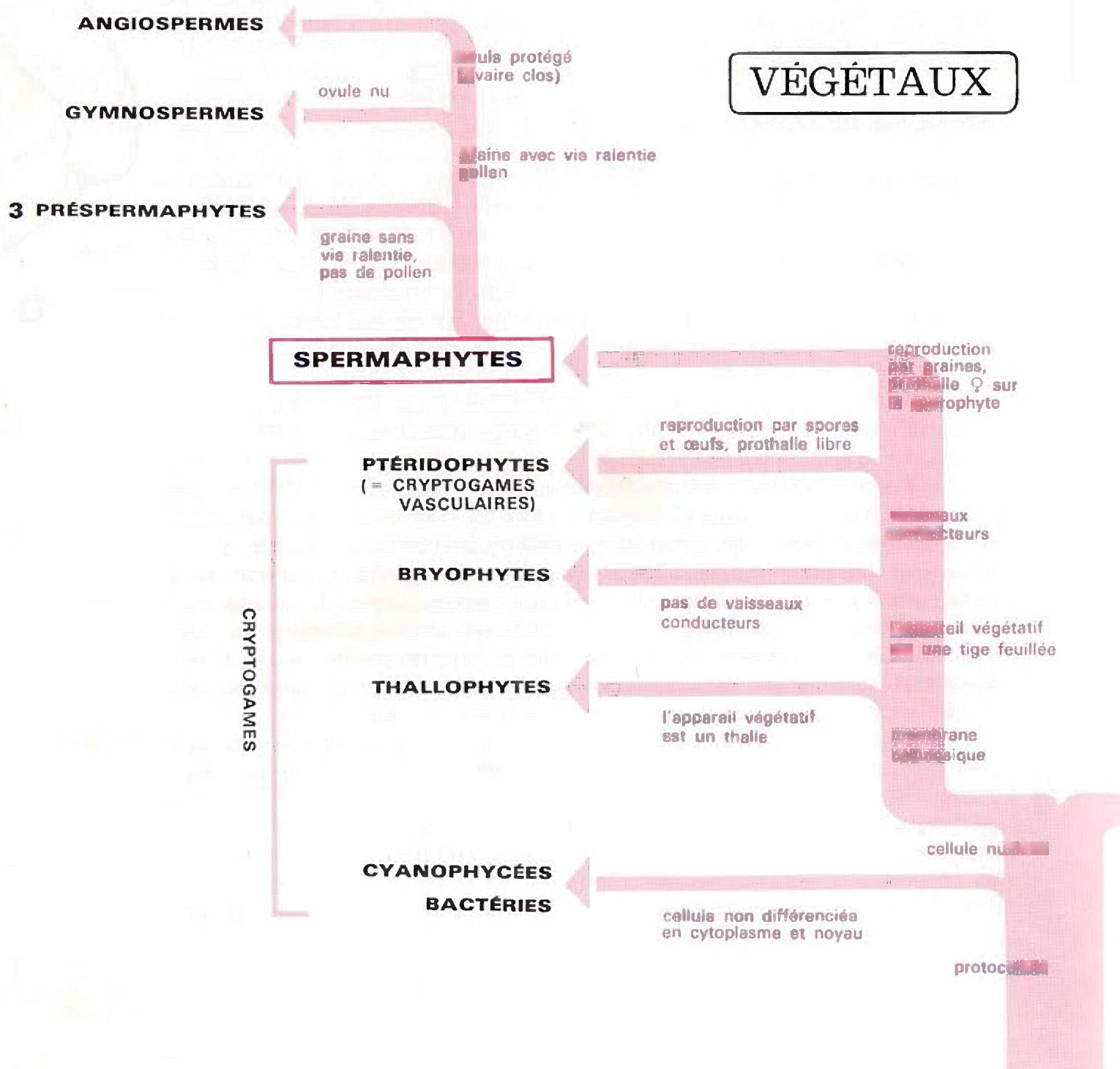
Progression et spécialisation semblent en effet deux stades distincts de l'évolution (page 356). Certains savants reviennent à l'idée de deux mécanismes différents : une évolution de détail, spécialisatrice (*micro-évolution*), responsable de la spécialisation ; une évolution à grande échelle, novatrice (*méga-évolution*), responsable de la formation des grands groupes. Au contraire, ceux qui croient à un mécanisme unique objectent que la même cause peut avoir des effets différents. Pour l'être déjà spécialisé, la sélection élimine tout ce qui ne l'engage pas plus avant dans sa spécialisation, alors que plusieurs voies restent ouvertes, devant l'être non spécialisé.

Une chose est certaine en tout cas : la science de l'évolution dispose désormais avec les concepts forgés par la génétique d'un moyen d'approche du problème. Il s'agit, non comme les lamarckiens des années 1920, de nier la génétique, mais de l'approfondir. Cependant, il faut savoir se garder de croire que la génétique, malgré ses beaux succès, pourra seule résoudre la question et on doit confronter ses résultats avec ceux des autres disciplines.

C'est à ces conditions qu'on pourra, un jour, ne plus parler des théories, mais du mécanisme de l'évolution.



Tableau-résumé de l'évolution du monde vivant



ANIMAUX

VERTÉBRÉS

PROCORDÉS
STOMOCORDÉS
ECHINODERMES

ARTHROPODES
ANNELIDES
MOLLUSQUES
BRACHIOPODES
NÉMATODES
PLATHELMINTHES

CŒLENTÉRÉS
ÉPONGES

PROTOZOAIRÉS

MAMMIFÈRES

OISEAUX
REPTILES

BATRACIENS

CROSSOPTÉRYGIENS

TÉLÉOSTÉENS
SÉLACIENS

AGNATHES

POISSONS

INVERTÉBRÉS

colonne vertébrale

pas de colonne vertébrale

système nerveux non ventral
(ou mal dégagé de la peau)

système nerveux ventral

muscles et
appareil circulatoire

ni muscles, ni appareil circulatoire

cellules
(MÉTAZOAIRÉS)

une seule cellule

membrane
cellulosique

La figure représente les grandes lignées évolutives du monde vivant. Vous remarquerez qu'un groupe comme celui des Invertébrés ne correspond pas à une branche de cet arbre. Nous avons été obligés de le noter à l'extérieur de l'arbre. C'est un groupe artificiel, un groupement hétéroclite. On peut dire « naturelles », en revanche, les divisions représentées par des branches : Vertébrés, Amniotes ... Recherchez d'autres groupes artificiels.

Constatez par ailleurs que ce tableau est simplifié puisque nous n'avons figuré qu'une seule lignée de Batraciens. Une remarque analogue peut être faite pour les Végétaux : plusieurs lignées, évoluant parallèlement, sont passées par le stade Préphanérogame. De sorte que plusieurs des branches de cet arbre devraient être « fendues » en long.

Les chiffres 1, 2, 3 désignent la position systématique des Trilobites 1, des Graptolites 2 et des Ptéridospermées 3 (leçon 24).

TABLE DES ILLUSTRATIONS

PHOTOS EN NOIR

AMERICAN MUSEUM OF NATURAL HISTORY, 25-12
 ANDRÉ, 10-21-22-25-26, 11-8a-8b
 BALZERS, 10-27
 HARVARD UNIVERSITY, PT. BARGHOORN, 24-1
 BESSIS, 10-28
 BOZZONE, 2-3-4-5-6-7, 6-1-2-3a-3b-3c-4-5, 7-2-3-4, 23-1-2-3-4-5
 BUVAT, 10-23-24, 11-17
 CHARPENTIER, 16-8, 27-3
 CHURCHILL, PUBLISHERS, 7-5
 COUTEAU, 3-19
 ÉDITIONS HERMANN, 17-13
 ÉDITIONS LA FARANDOLE, 25-21-22
 ÉDITIONS LAROUSSE, 18-11
 ÉDITIONS MASSON (EXTRAIT DU TRAITÉ DE MÉDECINE CONQUES), 8-14
 GALLETTI, 20-12
 GALLIEN, 13-6a-6b-6b'-6c-6d
 GALLIPHOT, 18-3
 GORENFLOT, 3-1-2-3-4-5-6-7-20, 4-8, 8-8, 13-10, 14-3-4-10-22, 15-1-2-3-4-5-6, 16-1-3-4-5-6a-6b-9
 GRIBENSKI, 5-1-4, 8-4
 GRIBENSKI-BOZZONE, 2-1-2, 3-9, 4-2-3-4-5-6, 5-2-3-5-6-7-8-9, 7-1
 INSTITUT PASTEUR, 10-31, 11-5, 13-8, 17-8
 JEANTET, 17-4

LABORATOIRE D'HORMONOLOGIE, PT. MORICARD, 14-13, 15-11-12
 LABORATOIRE DE NEUROLOGIE, PT. ESCOUROLLE, 2-9
 LABORATOIRE D'ANATOMIE COMPARÉE PT. ANTHONY, 28-1-2-3-4
 LABORATOIRE DE PALÉONTOLOGIE, PT. LEHMAN, 24-2-3-4-5-6-14, 25-3-4-8-9-13-14, 26-1-5, 27-2
 LAMY, p. 235-1-2
 LAPORTE, 11-6, 16-23
 LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT, 18-1
 MERCATORIS, 13-12
 METHUEN PUBLISHERS, 3-15
 MONIER, 17-3
 MUSÉE DE L'HOMME, 28-8-9-10-11-12-13-14-15-16-18-19-20-22
 PALAIS DE LA DÉCOUVERTE, 8-11
 PALÉONTOLOGISCHES INSTITUT DER UNIVERSITÄT - ZÜRICH PHOTO AECHINGER, 25-1
 PHYWE, 14-16
 PLOUVIER, 12-5
 RAFFIN, 1-1-12
 SAUCET, 13-5a-5b-5c-5d-5e-5f-5g-5h
 TAXI, 13-18
 COLL. S. NOUJNOV TERMIER, 24-12
 VINCENT, 18-6
 WOODS, 22-9a-9b-9c-9d

PHOTOS EN COULEUR

BAUFLE, 12-9
 BROOKHAVEN NATIONAL LABORATORY 13-4
 CHARPENTIER, 1-3-7, 4-1-7-9, 10-13, 17-1, 17-11
 ÉDITIONS LA FARANDOLE, 24-10-11, 25-19-20
 GALLETTI, 14-7-8
 GORENFLOT, 10-5-6-7-8-9-10-11, 11-2a-2b-2c-2d-3a-3b-3c, 14-1

INSTITUT DU CANCER, 12-14-15
 MERCATORIS, 1-5-9-10, 12-8
 MONIER, 10-12
 NOAILLES, 14-9-11
 LABORATOIRE D'ANATOMIE COMPARÉE PT. ANTONY, 28-6-7
 RAFFIN, 1-15
 RICHARD, 8-7, 10-15, 14-2
 SHETTLES, 14-5

TABLE DES MATIÈRES

N° de page	N° de leçon	
4	1	Unité d'un organisme animal vertébré.
		Problèmes de relation avec le milieu extérieur.
18	2	Organisation générale du système nerveux des Vertébrés.
31	3	Tissu nerveux, tissu musculaire.
48	4	Étude d'une fonction sensorielle : la vision.
70	5	Rôle du système nerveux dans le comportement moteur d'un animal.
85	6	Contraction musculaire.
		Unité physiologique de l'organisme.
94	7	Action du système nerveux sur le fonctionnement du cœur.
106	8	Les hormones.
120	9	Le sang et l'urine. Constance du milieu intérieur.
		La cellule. Quelques aspects de la vie cellulaire.
125	10	Structure des cellules.
146	11	Mouvements et échanges cellulaires.
160	12	Réserves intra-cellulaires. Étude physico-chimique de la cellule.
172	13	Division cellulaire. Structure et vie cellulaires.
		La reproduction.
188	14	Gamètes et fécondation. Cycle chromosomique.
202	15	Reproduction des Mammifères.
212	16	Reproduction des Spermaphytes.
226	17	Multiplication végétative. Considérations générales sur la reproduction.
		Hérédité : lois statistiques de la transmission des caractères héréditaires.
235	18	La variation.
256	19	Monohybridisme.
266	20	Dihybridisme.
274	21	Les chromosomes dans l'hérédité.
284	22	Étapes récentes de la génétique.
		L'évolution.
		Introduction historique.
298	23	Quelques faits actuels suggérant l'idée d'évolution.
307	24	De l'apparition de la vie à la conquête du milieu aérien.
322	25	Principales adaptations des Reptiles de l'ère secondaire.
336	26	Évolution d'un groupe de Mammifères à l'ère tertiaire.
350	27	Caractères essentiels de l'évolution.
358	28	Origine et évolution de l'Homme.
372	29	Les théories de l'évolution.

